Kurzer Überblick über die Gesamtfrage der Ornithophilie.

Von

E. Werth.

Mit 14 Figuren im Text, nach Originalzeichnungen des Verfassers.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Keine Erscheinung aus der gesamten Ökologie der höheren Pflanzen hat wohl so widerstreitende Meinungen gezeitigt, wie die als Anpassungen an die Pollenübertragung durch Tiere gedeuteten Einrichtungen der Blütensphäre. Und hier ist es ganz besonders wieder die Frage der Ornithophilie, die von verschiedenen Seiten die allerverschiedensten Beantwortungen erfahren hat. Einesteils sehen wir, wie man sich bemüht, um die in Betracht kommenden, durch die Pracht ihrer Farbe wie die Eigenart und Größe der Form gleicherweise auffallenden, markantesten Erscheinungen der exotischen Blumenwelt unserem Verständnis näher zu bringen, während auf der anderen Seite Zoologen wie Botaniker auf diesem Grenzgebiete zu wetteifern scheinen, um den inneren Zusammenhang der nicht bestreitbaren Beobachtungstatsachen unserer Erkenntnis möglichst zu entfremden.

Naturgemäß hat man, der modernen Forschungsrichtung folgend, auch auf diesem Gebiete zur definitiven Entscheidung der Frage und Klärung der strittigen Punkte das Experiment zur Hilfe gerufen[1]). Daß in dieser Beziehung den vorgeschlagenen und teilweise auch ausgeführten Versuchen eine vollständig schiefe Fragestellung zugrunde gelegt worden ist, hat Loew[2]) Reiche gegenüber mit Recht betont.

Vorläufig sind auf dem zur Rede stehenden Forschungsgebiete Beobachtungen in der freien Natur noch wichtiger als Experimente; zumal für solche die Hauptstreitpunkte mit unseren gegenwärtigen Mitteln noch ganz unzugänglich erscheinen. Um so höher müssen daher auch die von vielen Forschern in den letzten Jahrzehnten zusammengebrachten Beobachtungen eingeschätzt werden, die, soweit sie vor dem Jahre 1904 gemacht bzw. publiziert wurden, in Band III, Teil 1 und 2 des Handbuches der Blütenbiologie von Paul Knuth[3]) eine sehr verdienstvolle Zusammenstellung erfahren haben. Im selben Werke ist auch (von E. Loew auf S. 538—554) ein zusammenfassender Abschnitt über Ornithophilie gegeben, der durch die vorhin schon zitierte Arbeit Loews vom Jahre 1907 eine Ergänzung erfuhr. Von anderen in neuerer Zeit erschienenen zusammenfassenden Abhandlungen über die Vogelblütigkeit ist besonders beachtenswert die Vergleichende Charakteristik der Vogelblumen, ein ökologisches Sammelreferat von K. Schnarf[4]). Eine in dem gebotenen knappen Rahmen

1) Vgl. Reiche in »Flora« 1904, S. 280—283.

2) E. Loew, Die ornithophilen Blüten in ihren Beziehungen zu den Lebensgewohnheiten blumenbesuchender Vögel. Sitzungsber. d. Gesellschaft naturforschender Freunde. 1907, S. 311/12.

3) Nach dem Tode Knuths herausgegeben von O. Appel und E. Loew. Leipzig 1905.

4) Sonderabdruck aus dem Jahresbericht des k. k. Staatsgymnasiums im VI. Bezirke Wiens über das Schuljahr 1912/13.

doch relativ erschöpfende und durch ruhig-kritische Behandlung der Frage ausgezeichnete Zusammenfassung über Ornithophilie gibt Neger in seiner Biologie der Pflanzen[1]).

Angesichts dieser zusammenfassenden Arbeiten über Ornithophilie aus neuerer Zeit möchte es zwecklos erscheinen, im folgenden abermals das gleiche Thema zu behandeln. Einerseits lag mir aber daran, eine Reihe bisher noch nicht publizierter Beobachtungen, die mir auch für allgemeinere Gesichtspunkte größeres Interesse zu haben scheinen, der Allgemeinheit zugänglich zu machen; zum anderen scheint mir die hierunter gegebene, in jahrelangen Studien geprüfte Klassifikation der ornithophilen Blumenformen genügend Neues und die Erkenntnis des vorliegenden Phänomens Förderndes zu bieten, um eine Bekanntgabe für weitere Kreise zu rechtfertigen.

Um auch Fernerstehenden meine allgemeinen Ausführungen verständlicher zu machen, gebe ich zunächst (Spezieller Teil) eine Anzahl von Einzelbeispielen ornithophiler Konstruktionen. Daß ich zur Anordnung derselben mich dabei gleich meiner Klassifikation bediene, betreffs deren Begründung ich auf Teil B, 1, b verweise, dürfte die Auffassung der in Betracht kommenden Formen nur erleichtern. Überdies findet der Leser eine systematische Anordnung der betrachteten ornithophilen Pflanzen in Teil B, 4, S. 359—363 im Abschnitt über die Färbung der Vogelblumen. Naturgemäß konnten die Einzelbeispiele der Beschränkung des Gesamtumfanges dieser Arbeit wegen nur eine ganz knappe Behandlung erfahren. Soweit sie neu sind, werden sie demnächst in den wissenschaftlichen Ergebnissen der Deutschen Südpolar-Expedition eine ausführlichere, durch zahlreiche Figuren erläuterte Darstellung erhalten.

A. Spezieller Teil.

Beispiele und Klassifikation ornithophiler Blumenformen.

1. Bürsten- (Pinsel-) Blumen-Typus.

Dieser früher[2]) von mir als Myrtaceen-Typus bezeichnete Blütenmechanismus ist besonders in der genannten Pflanzenfamilie sehr verbreitet. Es sind große, troddel- oder breit-pinselförmige oder aber zylinderbürstenförmige Blumeneinrichtungen mit reichlicher Honigabsonderung. Als Schauapparat und Honigverschluß wirken fast ausschließlich die fadenförmigen, aber starren Geschlechtsorgane. Bei den hierhergehörigen Vertretern aus

1) Stuttgart 1913, S. 649 ff. Daß hier eine Reihe der in meiner Arbeit über ostafrikanische Nektarinienblumen gegebenen Tatsachen zustimmend benutzt wird, ohne daß mein Name genannt oder meine Abhandlung zitiert wird, sei nur nebenbei bemerkt und ist vielleicht in einer Neuauflage zu ändern.

2) E. Werth, Ostafrikanische Nectarinienblumen und ihre Kreuzungsvermittler. Blütenbiologische Fragmente aus Ostafrika. Abhdl. Bot. Ver. Provinz Brandenburg, 1900, S. 222 ff.

der Familie der Myrtaceen wird der Honig meist in dem näpfchenförmigen Blütengrunde oder innerhalb eines besonderen Ringwalles um die Griffelbasis abgeschieden und angesammelt. Nektarzone und Pollenzone entsprechen in ihrem Abstande voneinander der Schnabellänge der Besucher, während die Narbe die Pollenzone etwas (nach außen) überragt, wodurch Fremdbestäubung bei eintretendem Besuche gesichert wird.

Innerhalb dieses genannten Blumentypus lassen sich zwei extreme Formen unterscheiden, die aber durch Übergänge verbunden sind. Die eine, und zwar die einfachere, sei als

a) Metrosideros-Form bezeichnet. Es sind aus einer oder wenigen, gedrängt stehenden Blüten gebildete, breite Pinsel oder Troddeln. *Metrosideros lucida* Menzies (Fig. 1), durch lange, karminrote Staubblattbüschel seiner honighaltigen Blüten ausgezeichnet, mag als charakteristisches Beispiel dienen. 6 bis wohl höchstens 10 Blüten sind bei dieser Art zu einem ca. $4^1/_2$ cm breiten und $2^1/_2$ cm hohen (hängenden) Schopf vereint. Die roten Staubfäden sind 19 bis 20 mm lang, die Narbe noch 5 mm darüber hinausreichend. Die Kronblätter haben ebenfalls rote Farbe, treten aber durch ihre Kleinheit (6 mm) im Schauapparat zurück. G. M. Thomson sah auf Neuseeland die Blüten zahlreich von Meliphagiden besucht[1]. Auch an *Metros. hypericifolia* beobachtete derselbe Forscher Honigvögel. Und Wallace[2] weist schon auf das Zusammenvorkommen schönblütiger *Metrosideros*-Arten und honigsaugender Vögel auf Tahiti hin. (Siehe weiter unten).

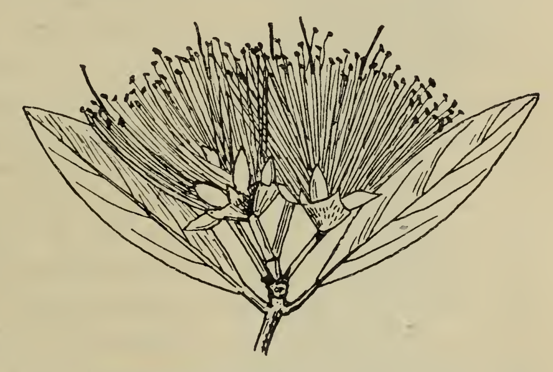


Fig. 1. *Metrosideros lucida* Menz. Blüten in nat. Größe.

Ich selbst habe früher (a. a. O. S. 224 ff.) den Myrtaceen-Typus der zur Erörterung stehenden Form an *Jambosa vulgaris* DC. und *Barringtonia racemosa* (L.) Bl. näher beschrieben und den Nektarinienbesuch der Blüten dieser beiden Pflanzen nachgewiesen. Ferner gehören demselben Typus an großblütige *Eucalyptus*-Arten. An *Eucalyptus globulus* Lab. ist Vogelbesuch zwar nicht in der australischen Heimat, aber in Südafrika von Marloth und in Chile von Johow beobachtet worden[3]. Während *Euc.*

---

1) Fertilization of New-Zealand Flowering Plants. Trans. and Proc. New-Zeal. Institut XIII, 1880, p. 263.

2) On the Peculiar Relations of Plants and Animals as exhibited in Islands. Nature. Sept. 1879. p. 406—408.

3) Nach Knuth, Handbuch. III, 1, S. 532.

globulus noch die weißliche Blüten-(Staubfaden-) Färbung der entomophilen kleinblütigeren *Eucalyptus*-Arten beibehalten hat, zeigen andere, wie *Euc. Preißiana* Schauer und *Euc. ficifolia* F. v. Müll., die typisch ornithophile lebhaft rote Blütenfarbe.

Bei den Leguminosen ist in der Gruppe der Mimosoideen der Pinseltypus sehr verbreitet. In Südamerika fanden GOULD wie WALLACE die Blüten verschiedener *Inga*-Arten von Kolibris, in Afrika HEUGLIN diejenigen von *Acacia*-Arten von Nectarinia besucht[1]. An rotblühenden *Calliandra*-Arten beobachtete KNUTH in Buitenzorg den Besuch von Honigvögeln[1].

Der einfachen Pinselform sind auch etliche großblütige Bombacaceen (Arten der Gattungen *Bombax* und *Adonsonia*) anzuschließen, die durch außerordentliche Entwicklung ihrer zahlreichen, auffallend gefärbten Staubgefäße sowie reichliche Honigabsonderung sich auszeichnen und schon von DELPINO als ornithophile Einrichtungen gedeutet wurden. An *Bombax aquaticum* (Aubl.) K. Schum. (Carolinea) beobachtete schon FRITZ MÜLLER Vogelbesuch[2], während solcher an *Bombax macrocarpum* K. Schum. und an *B. buonopozense* Pol. de Beaur. von H. WINKLER in Kamerun festgestellt werden konnte[3]. Die großen, rosenroten Blüten von *Bombax malabaricum* DC. (= *B. Ceiba* L.) sah DOFLEIN (auf Ceylon) von Nektarinien umschwärmt[4]. Stärker als bei den vorn betrachteten Myrtaceenblüten treten bei diesen Bombacaceen die Kronblätter in die Erscheinung. Sind sie aber noch bei *B. aquaticum* so schmal, daß der mächtige Staubfadenpinsel nur zum geringsten Teile davon gedeckt wird, so werden bei den leuchtend roten Blüten von *B. buonopozense* die 3 bis $3^1/_2$ cm langen Filamente von der sie auch an Länge überragenden Krone ganz umschlossen. Hier tritt somit die letztere als Schauapparat an die erste Stelle und gewährt uns damit eine Überleitung zu dem weiter unten folgenden Körbchenblumentypus.

Durch dichte Vereinigung einer großen Zahl von Pinselblüten rings um eine gemeinsame Ährenachse entsteht eine zylinderbürstenartige Form (Flaschenbürste). Es ist dies die

b) *Callistemon*-Form, die am vorzüglichsten in der in diesem Namen wiedergegebenen Myrtaceengattung zur Ausbildung gelangt ist. Die ornithophilen *Callistemon*-Arten gehören zu den prächtigsten und eigenartigsten Blumen der Welt. In ihnen erreicht der Bürstenblumentypus seinen Höhepunkt.

Als Beispiel möge *Callistemon lanceolatus* DC. dienen (Fig. 2). Der verwachsenblättrige Kelch bzw. die Achse der Einzelblüte bildet ein Honig-

1) KNUTH, Handbuch. III, 1, S. 348 u. 352.

2) H. MÜLLER, Blumen und Insekten. S. 17 u. Anmerk. 7.

3) H. WINKLER, Beiträge zur Morphologie und Biologie tropischer Blüten und Früchte. Englers Botan. Jahrbücher, 38. Bd., 1906, S. 233ff.

4) F. DOFLEIN, Ostasienfahrt. Leipzig u. Berlin, 1906, S. 438/39.

näpfchen. Die winzigen Kronblättchen sind grün, und der Schauapparat wird allein vom Griffel und namentlich den zahlreichen Staubfäden gebildet. Beide sind rot und bewirken in der Gesamtheit der großen Ähre eine höchst auffallende Erscheinung. Die Menge der Staubfäden bildet außerdem einen wirksamen Honigschutz gegen »unberufene« Insekten. Die Narbe überragt ein wenig die Staubbeutel.

Sowohl an *Callistemon lanceolatus* wie an *Call. linearis* DC. habe ich in der Gegend von Sydney (Ost-Australien) wiederholt Vogelbesuch beobachtet.

Die Arten der Myrtaceengattung *Darwinia* haben eine röhrenförmige Blüte, in deren Mündung die kurzgestielten Antheren inseriert sind. Letztere geben den Pollen in Gestalt einer schmierigen Masse an eine nahe dem Ende des Griffels befindliche Haarbürste ab. Der Griffel wächst nun schnell aus der Blüte hervor, und zwar bei der uns hier interessierenden Art *Darwinia fascicularis* Rudge ungefähr zur dreifachen Länge der kleinen Blütenröhre. Die Spitze des Griffels bleibt stets frei von der Pollenschmiere und fungiert als Narbe. Die Antheren welken; die Kronzipfelchen schließen sich wieder und bilden eine wirksame Decke für den in der Röhre geborgenen Honig.

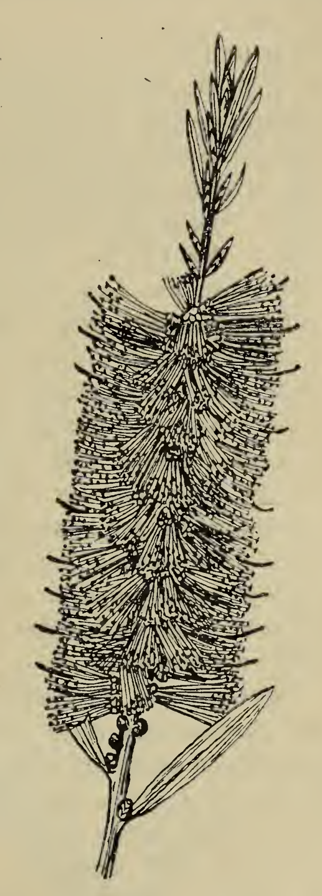


Fig. 2. *Callistemon lanceolatus* DC. Blütenstand in halber natürl. Größe.

15 bis 17 (bis 19) derart eingerichteter Blüten vereinigen sich (bei der genannten Art) zu einem dichten Köpfchen, das durch die Vielzahl der Griffel wie eine Einzelblüte der Troddel- oder Pinselform (mit zahlreichen, langen Staubfäden) wirkt. Kräftig karminrote Färbung der Griffel, die hier wie sonst bei diesem Typus die Staubfäden vorwiegend die Augenfälligkeit der Blume ausmachen, sind ein weiteres ornithophiles Charakteristikum der Blüten von *Darwinia fascicularis*, deren Vogelbesuch ich ebenfalls in der Gegend von Sydney selbst konstatieren konnte.

Die innerhalb ihrer Familie eigenartige Gattung *Darwinia* leitet durch ihre Blüteneinrichtung von den Myrtaceen über zu den Proteaceen des Pinsel- oder Bürstenblumentypus. Wie bei *Darwinia*, so geben bekanntlich auch bei vielen Protaceen die dem in seinem Längenwachstum

beschränkten Perigon angewachsenen Antheren ihren Pollen frühzeitig an den oberen Teil des schließlich weit und frei vorragenden Griffels ab. Ähnlich wie bei *Darwinia fascicularis* wird so bei der Proteaceengattung

Dryandra mit kopfförmig gedrängtem Blütenstand ein Borstenpinsel gebildet, in dem die Summe der Griffel zahlreicher Blüten den zahlreichen Staubfäden der Einzelblüte von *Barringtonia*, *Metrosideros* usw. entspricht. Die großblütigen Formen von *Dryandra*, wie *D. nobilis* Lindl. mit fast faustgroßem Blütenstand und *D. formosa* R. Br. mit einem Blütenkopf von ca. 6 (—7) cm Durchmesser und 4 (—5) cm Tiefe (d. h. Abstand von der Bestäubungszone zum Honig haltenden Blütengrund), deren Namen schon den prächtigen ornithophilen Typus zu verraten scheinen, dürften zweifellos auf Vogelbestäubung angewiesen sein und wurden schon von Delpino so aufgefaßt. Direkte Beobachtungen des Vogelbesuches von *Dryandra* liegen jedoch in der Literatur nicht vor. Beobachtet wurde der Vogelbesuch bei der auch wohl am besten hier unterzubringenden Proteacee

Leucospermum conocarpum R. Br. von Scott Elliot, Marloth[1]) und dem Verfasser.

Die ganze Blüteneinrichtung von *Dryandra* gleicht sehr derjenigen der nah verwandten Gattung *Banksia*, an deren Blütenständen schon vor fast hundert Jahren (1824) von Quoy und Gaimard am Port Jackson zahlreiche Vögel aus der Familie der Meliphagiden beobachtet wurden. Entspricht jedoch der kopfige Blütenstand von *Dryandra* dem Staubfadenpinsel von *Metrosideros* und ähnlich gebauter Myrtaceen, so repräsentieren die großen »Blütenzapfen« der *Banksia*-Arten voll und ganz den Blütenmechanismus der *Callistemon*-Form. Die 20 cm und mehr an Länge erreichenden Blütenstände der

Banksia-Arten, die gleich dicken Kerzen in großer Zahl auf den Zweigen sitzen, gleichen ganz einer zylinderförmigen Bürste und werden daher von den Kolonisten auch sehr bezeichnend »Bottlebrosh« genannt. Sie blühen allmählich von unten nach oben auf; die ganze Blühdauer betrug nach meinen Beobachtungen z. B. bei *B. serrata* L. f. gut 20 Tage. Eine große Menge Honig füllt die kurzen Blütenröhren und sammelt sich außerdem sehr reichlich zwischen den dicht gedrängten Blüten an. Der Pollen bedeckt zunächst die ganze Griffelspitze in dicken Massen, so daß die Narbe der Berührung eines Besuchers erst zugänglich wird, nachdem der Pollen abgestreift worden ist.

Die enorme Menge sehr zuckerreichen Saftes veranlaßt zahlreiche Honigvögel zum Besuch der auffallenden Blütenstände. *Banksia serrata*, wohl die häufigste Art in der Umgebung von Sydney, sah ich oft und von verschiedenen Arten von honigsaugenden Vögeln (*Acanthorhynchus tenuirostris, Meliornis novae-hollandiae* u. a.) besucht. Auch an *Banksia*

---

1) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XIX. 1901, p. 177.

spinulosa Sm. konnte ich (in dem bewaldeten Küstendistrikt südlich von Sydney) eine *Meliornis*-Art beim Bestäubungsgeschäft beobachten.

Sind die — wie bei *Dryandra* — zu großen Köpfchen dicht zusammengedrängten Blüten der Proteaceen von Bracteen mehr oder minder vollständig umschlossen, so übernehmen diese, zumal wo sie durch leuchtende Farbe ausgezeichnet sind, die Funktion als Schauapparat und, indem sie einen seitlichen Zugang zu den Blüten verhindern, einen großen Teil des Honigschutzes. Aus der Pinsel- oder Bürstenblume wird so — ungeachtet des Vorkommens von Zwischenformen — ein neuer Typus, der passend als

2. Körbchenblumen-Typus

bezeichnet sei.

Protea mellifera Thun. des Kaplandes stellt ein ausgesprochenes Beispiel für diese Form dar und möge den mit Delpinos *Tipo proteaceo* im wesentlichen übereinstimmenden Blumentypus illustrieren, der allerdings nicht, worauf ich schon früher hingewiesen habe[1], für ringsum fliegende Besucher eingerichtet ist. Die die Bestäubung vermittelnden Nektarinien nehmen vielmehr an oder auf dem Blütenkörbchen Platz und senken von hier aus den Kopf in den honigreichen Blütenstand herab.

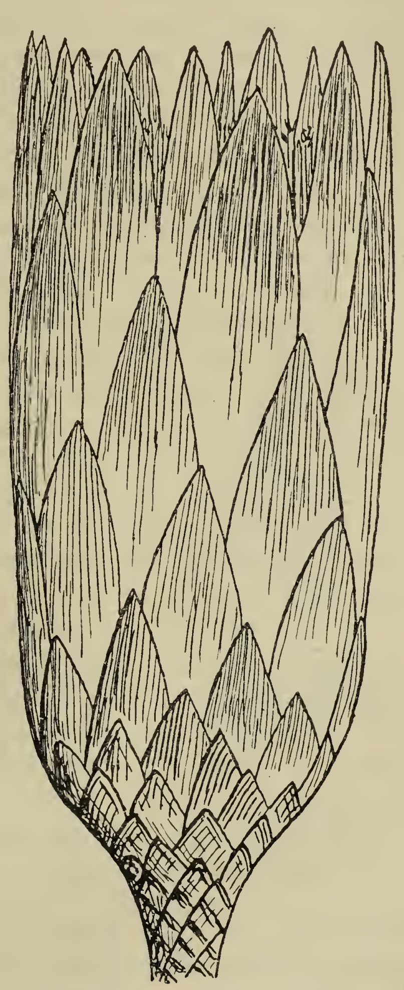


Fig. 3. *Protea mellifera* Thun. Blütenstand in natürl. Größe.

Die großen Körbchen von *Protea mellifera* (Fig. 3) haben bei ca. 11 cm Höhe einen Breitendurchmesser von $4\frac{1}{2}$—5 cm. Die von unten nach oben an Größe und Auffälligkeit zunehmenden Hüllblätter sind karminrot gefärbt mit gelblicher Basis. Die Einzelblüten haben eine Länge von 8—9 cm. Die Honigabsonderung ist, wie schon Delpino hervorhebt, so groß, daß der Saft als menschliches Nahrungsmittel gesammelt werden kann. Scott Elliot beobachtete den Besuch verschiedener Vögel: *Promerops cafer* (L.), sowie

1) Blütenbiolog. Fragmente, S. 249.

Cinnyris-Arten an *Protea mellifera, P. incompta, P. longiflora* und *P. grandiflora* [1]).

Wie *Protea* zu *Dryandra*, so verhält sich *Darwinia macrostegia* Benth. zu der oben unter dem Pinselblumentypus betrachteten *Darwinia fascicularis*. Während bei dieser die das Blütenköpfchen umgebenden Blättchen (Brakteen) nur klein und unscheinbar sind, sind sie dort zu großen, die Blüten in ganzer Länge umschließenden, lebhaft rot gefärbten Involucralblättern geworden, die also ganz wie bei *Protea mellifera* den Blütenstand zu einem — in diesem Falle hängenden — geschlossenen Körbchen machen, das bei $1\frac{1}{2}$—3 cm Breitendurchmesser und 3—$3\frac{1}{2}$ cm Tiefe den Größenverhältnissen des Schnabels kleinerer Meliphagiden entspricht. Während aber bei dieser Art die Beobachtung des tatsächlichen Vogelbesuchs noch aussteht, liegen entsprechende Angaben vor für einige südamerikanische Compositen, die durch Größe, Form und Farbe ihrer Blütenkörbchen sich vermutlich diesem ornithophilen Typus einordnen: Bei

Cnicothamnus Lorentzii Gris. und *Zinnia pauciflora* L. beobachtete R. E. Fries [2]) den Besuch durch Kolibris, während Fraser [3]) dasselbe bei *Chuquiragua insignis* H. et B. und G. Lagerheim [4]) bei *Barnadesia spinosa* L. feststellen konnte. Arten der Gruppe der Mutisieen, deren Blüteneinrichtungen nach Delpino (Ult. oss., P. II, F. II, p. 287) ähnlich derjenigen mancher Proteaceen zu den Umfliegungseinrichtungen gehören, sind nach den Berichten von Reisenden ornithophil. *Mutisia grandiflora* Humb. et Bonpl. hat hängende Blütenkörbchen von $3\frac{1}{2}$—5 cm Durchmesser und reichlich 15 cm Tiefe.

3. Becherblumen-Typus.

Becher- oder trichterartige Blütenformen (Einzelblüten) mit reichlicher Honigabsonderung. Die Geschlechtswerkzeuge der hierhergehörigen Blüten sind — wenigstens die Staubgefäße, oft auch die Griffel — gegen die Peripherie gespreizt, so daß der Honigzugang von einem Bestäubungskranze umgeben ist.

Die Bombacacee *Ceiba pentandra* (L.) Gärt. [5]), die sich von den früher genannten Mitgliedern derselben Familie durch die Reduktion der Staubgefäße auf die geringe Zahl von fünf unterscheidet, mag diesen einfachen Blumentypus an erster Stelle erläutern. Die weißlichen Kronblätter der hängenden Blüten sind wagrecht ausgebreitet, und Griffel wie Staubgefäße ragen etwas divergierend aus der Blüte hervor. Die geringe Zahl der Staubfäden kann hier weder als wirksamer Schauapparat noch zur Honig-

1) Annales of Botany, IV und V.

2) R. E. Fries, Ornithophilie in der südamerikanischen Flora. Arkiv f. Botanik, utgiv. af K. Svensk. Vet. Akad., Bd. 1 (1903), S. 389—439.

3) Nach Knuth, Handb., III. 2, S. 235.

4) Über die Bestäubungs- und Aussäungseinrichtungen von *Brachyotum ledifolium*. Botan. Notis. 1899, S. 115.

5) Blütenabbildung bei Werth: Fragmente, S. 229.

bergung dienen. Der sich in reichlicher Menge im röhrig-verengten Blütengrunde ansammelnde Honig ist daher zwar durch die herabhängende Stellung der Blüte gegen Regen, aber in keiner Weise gegen die Ausbeutung durch unberufene Gäste geschützt. Während ich selbst z. Zt. nur illegitimen Vogelbesuch an den Blüten von *Ceiba pentandra* feststellen konnte[1]), hat H. Winkler[2]) inzwischen in der westafrikanischen Heimat des Baumes die von mir damals ausgesprochene Ansicht, daß »Nektarinien als die einzigen, regelmäßig Kreuzung bewirkenden Besucher von *Ceiba pentandra* anzusehen« sind, durch die Beobachtung von Honigvögeln »als häufige Besucher der Blüten« bestätigt. Die früher von mir[3]) als besonderer Typus beschriebene Blüteneinrichtung des Mangrowebaumes *Bruguiera gymnorhiza* Lamk. ist ebenfalls hierherzuziehen. Den Besuch der Blüten, bei denen der Griffel nicht nach der Peripherie zu gekrümmt wird, durch die Nektarinie *Antreptes hypodila* (Gard.) beobachtete ich auf der Insel Sansibar. Wie bei der letztgenannten so sind — im Gegensatz zu *Ceiba pentandra* — auch bei Arten der Leguminosengattung *Hermesias* (*Brownea*) die Kronzipfel nicht zurückgeschlagen und die Geschlechtsorgane daher nicht weit vorragend. Die bis auf die Auswärtsbiegung des Griffels regelmäßigen Blüten der hier in Betracht kommenden Arten stellen weitere schöne Beispiele des eben besprochenen einfachen ornithophilen Blumentypus dar. Der in dem zylindrischen, hohlen Blütenboden geborgene reichliche Honig ist nur einem mit langem Saugorgan (Schnabel) versehenen Besucher zugänglich, der in den hängenden, schmaltrichterförmigen, roten Blüten von unten her, unter Berührung des von Narbe und Antheren gebildeten Kranzes, zum Grunde vordringen muß. Knuth sah den Besuch von *Nectarinia malaccensis* (Scop.) an den Blüten von *Hermesias capitella* (Jacq.) und von *H. hybrida* (Hert.) (in Buitenzorg), sowie an den Blüten von *H. coccinea* (Jacq.) zu Singapore. Figur 4 zeigt die beschriebene Blüteneinrichtung bei *H.* (*Brownea*) *latifolia* (Jacq.).



Fig. 4. Blüte von *Hermesias* (*Brownea*) *latifolia* (Jacq.) in natürl. Größe und Stellung.

---

1) E. Werth: Blütenbiologische Fragmente aus Ostafrika. Abhandlungen des Botan. Vereins der Mark Brandenburg, 1900. S. 229.

2) A. a. O. S. 246.

3) Blütenbiologische Fragmente, S. 227 und 228.

4. Glockenblumen-Typus.

Große glockenförmige, lebhaft gefärbte Blumen mit zentralen, ganz in der Glocke eingeschlossenen oder vorragenden Geschlechtsorganen und durch mehrere Zugänge erreichbarem, wohl geborgenem Honig.

Diese, früher von mir (Blütenbiologische Fragmente, S. 229 ff.) als *Hibiscus*-Typus beschriebene ornithophile Blütenform erinnert nicht nur durch die äußere Gestalt, sondern auch durch die zentrale, gewissermaßen den Klöppel vertretende, dicht gedrängte Stellung der Geschlechtsorgane an eine Glocke. Die gegenüber dem vorigen Typus (mit peripher verteilten Antheren [Bestäubungskranz]) bei flüchtigem Besuche minder gesicherte Berührung des Besuchstieres mit dem dargebotenen Pollen, wird dadurch ausgeglichen, daß der Honig im Grunde der Blüte auf mehrere Zugänge verteilt ist (sogen. Revolverblume) und daher nicht in einer Stellung ausgekostet werden kann. Der Vogel muß seinen Kopf um die zentrale Geschlechtssäule im Kreise von Honigzugang zu Honigzugang herumführen oder mehrmals, je in geänderter Lage zum Pollenkegel im Zentrum der Blüte, einführen. Hierdurch ist zweifellos reichlich Bepuderung mit Pollen — trotz der geringen Ausdehnung der pollenabgebenden Zone — vollkommen gewährleistet.

Dieser Blumentypus entspricht Delpinos *Tipo abutilino*, der nach diesem Forscher durch hängende, honigreiche Blüten mit wenig oder garnicht hervorragender, zentraler Säule charakterisiert ist. In der Tat sind es südamerikanische *Abutilon*-Arten, (*A. Darwinii* Hook. f., *A. striatum* Dicks., *A. Darwinii* × *striatum* und *A.* spec.), an denen von Fritz Müller zuerst Kolibri-Besuch beobachtet wurde[1]. Auch Johow sah *Abutilon striatum* Hort. und *A. venosum* Paxt. in Chile häufig von Kolibris (*Eustephanus galeritus* Mol.) besucht[2].

Das Nektarium bildet bei *Abutilon* einen breiten Ring im Kelchboden oder beschränkt sich auf den Winkel zwischen Kronblatt und Kelchgrund. Die Blumenblätter legen sich derart mit ihrer verschmälerten Basis über das ringförmige Nektarium, daß der Honigzugang auf fünf zwischen den Kronblattnägeln gelegene Stellen beschränkt ist[3].

Ganz ähnlich verhalten sich in dieser Beziehung auch die *Abutilon* in den Tropen der alten Welt vertretenden

Hibiscus-Arten mit großen glocken- oder trichterförmigen Blüten, wie ich früher (Blütenbiologische Fragmente, S. 230) an *Hibiscus rosa sinensis* ausführlicher gezeigt habe. Hier bildet das Nektarium einen fleischigen Ring innen im Grunde des Kelches. Dadurch, daß die Kronblätter an

1) H. Müller: Befruchtung der Blumen durch Insekten. S. 173.
2) Johow: Zur Bestäubung chilenischer Blüten. I, S. 20.
3) W. J. Behrens: Die Nektarien der Blüten. Flora 1879, S. 118—122.

ihrer Basis und einseitig der Staubfadenröhre angewachsen sind, werden fünf Zugänge zum Honig, je einer zwischen zwei Kronblättern, gebildet. Fig. 5 (rechts) zeigt diese Zugänge von oben gesehen, während die Hauptfigur 5 an *Hibiscus tiliaceus* L. den allgemeinen Blütenbau dieses gerade bei den tropischen Malvaceen so häufigen Typus illustriert. Die prächtig rot gefärbten Blüten von *Hibiscus rosa sinensis* L. sah ich in einem Garten auf der Insel Sansibar von *Cinnyris gutturalis* (L.) besucht. Auch Knuth beobachtete an derselben Art, sowie ferner an *H. liliiflorus* Cav. und *H. schizopetalus* Hook. den Besuch von Honigvögeln[1]).

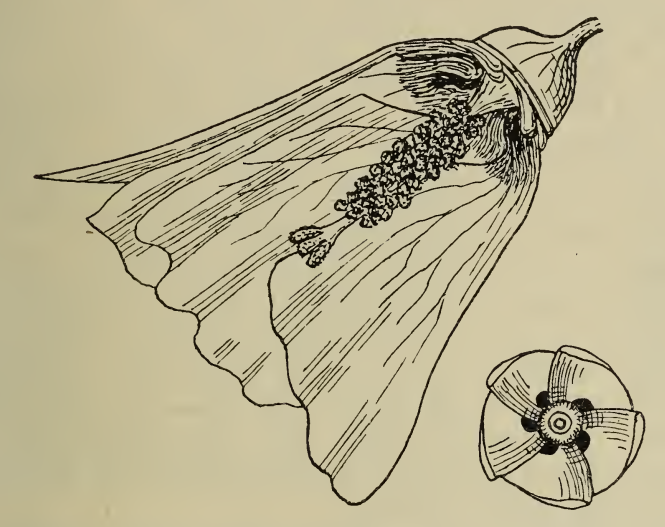


Fig. 5. *Hibiscus tiliaceus* L. Blüte im Aufriß in natürlicher Größe und Stellung. Glockenblumen-Typus.
Rechts unten: Unterer Teil der Blüte von *Hibiscus rosa sinensis* L. von oben gesehen, um die 5 Honigzugänge (schwarz) zu zeigen.

Der ornithophile Glockenblumen-Typus, für den die Familie der Malvaceen in ihren großblütigen, tropischen Vertretern so viele und charakteristische Beispiele liefert, fehlt natürlich auch in anderen Pflanzenfamilien nicht. Viele Convolvulaceen haben mit den genannten Malvaceen nicht nur Blütengröße und allgemeine Form gemeinsam, sondern, wie bekannt, auch die Gruppierung der Geschlechtsorgane zu einer Säule oder einem Kegel im Blütenzentrum und ferner die Zugänglichkeit des im Blütengrunde angesammelten Honigs durch mehrere kleinere Einlässe, die sich um die Basis der zentralen Säule gruppieren. An den scharlachroten Blüten von

Quamoclit coccinea Moench beobachtete Prof. Anisitz[2]) in Südamerika

1) Handbuch der Blütenbiologie. III, 1, S. 479 ff.
2) Nach mündlicher Mitteilung.

zahlreichen Kolibri-Besuch. Die Blüten wilder und kultivierter *Ipomoea*-Arten sah TRELEASE in Alabama von Kolibris besucht[1]). Die tiefblauen, mit rosafarbenen Längsstreifen versehenen, später rot werdenden Blüten von

Ipomoea congesta R. Br. untersuchte KNUTH in Buitenzorg und stellte den Besuch von Honigvögeln fest[2]).

Unter den Ranunculaceen sind langspornige rotblühende *Aquilegia*-Arten hierher zu stellen, bei denen die Sonderung in Einzel-Nektarien innerhalb des Typus den Höhepunkt erreicht. Bei

Aquilegia canadensis L. variiert der Abstand der Pollen- und Nektarzone zwischen etwa $2^1/_2$ und $4^1/_2$ cm. Ihre Blüten sah J. E. TODD[3]) in Java, SCHNECK[4]) in Illinois von Kolibris besucht; dasselbe berichtet auch TRELEASE[5]). Die Blüten von *A. truncata* F. et M. haben nach A. J. MERRITT[6]) langgespornte Blütenblätter von 9 Linien bis 1 Zoll Länge mit reichlicher Honigabsonderung. Von Besuchern beobachtete dieser Forscher (neben einer Hummel, der es nicht gelang, den Honig zu erreichen, und einer Xylocopa, die ihn durch Aufbeißen der Sporne stahl) Kolibris.

Die im südlichen Chile heimische Liliaceen-Liane

Lapageria rosea Ruiz et Pav. hat schlank-glockenförmige, große (etwa 8 cm lange und halb so weite), hängende Blüten von weinroter Farbe. Der Honig wird von drei buckelförmigen Aussackungen am Grunde der äußeren Blütenhüllblätter abgeschieden und ist nur durch enge Spalten zugänglich. Besucht werden die Blüten nach JOHOW von den chilenischen Kolibri-Arten: *Eustephanus galeritus* Mol. und *Patagona gigas* Viell.[7]). Wahrscheinlich gehört hierher auch die mit *Lapageria* nahe verwandte und ähnliche Blüteneinrichtung zeigende

Philesia buxifolia Lam. im südlichen Chile und an der Magelhaensstraße, an der DUSÉN bei Puerto Angusto wiederholt den Besuch des Kolibris *Eustephanus galeritus* (Mol.) wahrnahm[8]).

5. Röhrenblumen-Typus.

Röhrenförmige, gerade oder schwach gebogene Blüten ohne erweiterten Eingang und ohne erhebliche (tellerartige) Saumbildung, mit reichlicher Honigabsonderung und meist auffallender, sehr oft roter Färbung.

---

1) Amer. Nat. XIV, 1880, S. 362.

2) Handbuch. III, 2, S. 56.

3) Amer. Nat. XIV, 1880, S. 688.

4) Botan. Gaz. Vol. 32, S. 305.

5) Amer. Nat. XIV, 1880, S. 731.

6) KNUTH, Handbuch III. 1, S. 294.

7) JOHOW: Zur Bestäubung chilenischer Blüten. II, S. 30—31.

8) DUSEN, P.: Die Pflanzenvereine der Magellansländer. Wissenschaft. Ergebn. der schwedischen Expedition nach den Magellansländern. Bd. III, Nr. 10. Stockholm 1903, S. 494.

a) *Blandfordia*-Form.

Relativ weite bis schlank-glockenförmige stets grade Röhrenblüten. Als Beispiel sei

Blandfordia nobilis Sm. aus dem östlichen Australien gewählt. Diese, von den Kolonisten als »Christmas Bell« (Weihnachtsglöckchen) bezeichnete Liliacee vertritt in Australien gewissermaßen die ornithophilen *Aloë*-Arten des Kaplandes. Die herabhängende, etwas glockig erweiterte Blütenröhre (Fig. 6) hat sechs winzige, nicht ausgebreitete Zipfel. Im Eingange der Röhre befinden sich die sechs ringsum mit schwefelgelbem Pollen bedeckten Antheren und die Narbe. Letztere ist durch leichtes Auswärtsbiegen der Griffelspitze in eine solche Lage gebracht, daß sie bei eintretendem Besuche leicht vor den Antheren berührt werden kann, wodurch Fremdbestäubung begünstigt erscheint. Diese ist außerdem durch Proterandrie ziemlich sicher gestellt. Die in ihren Dimensionen einem Meliphagidenschnabel entsprechenden roten, gelblich gesäumten Blüten sah ich in der Umgebung von Sydney wiederholt von *Acanthorhynchus tenuirostris* besucht. Ähnlich weite, grade Blütenröhren finden wir in der Gattung



Fig. 6. *Blandfordia nobilis* Sm. Blüte in natürlicher Größe und Stellung. Röhrenblume.

Aloë, aus der ich früher (Blütenbiologische Fragmente. S. 233/34) eine Form als ornithophile Röhrenblume (»*Aloë*-Typus«) beschrieben habe. Von Volkens u. a. ist Nektarinienbesuch an *Aloë*-Arten beobachtet worden. Ferner ist die weite Röhrenform z. B. auch unter den Crassulaceen vertreten, wo sie bei

Bryophyllum und *Cotyledon* vorkommt. An *Cotyledon*-Arten wurde von Marloth[1]) in Südafrika Nektarinienbesuch und von von Lagerheim[2]) in Ecuador Kolibribesuch festgestellt. Aus der Familie der Gesneriaceen sind

Mitraria coccinea Cuv. und *Sarmienta repens* Ruiz et Pav., deren scharlachrote Blüten Johow von Kolibris bestäubt sah, hier zu nennen.

b) *Erica*- oder *Epacris*-Form.

Ist die ornithophile Röhrenblüte enger, so besitzt sie häufig oder meist, in genauer Anpassung an den leicht gekrümmten Schnabel der Nektarinien, Meliphagiden und mancher Kolibris, eine sehr charakteristische geringe Biegung.

Epacris longiflora Cuv. aus Ostaustralien mag diese Form demon-

1) Berichte d. Deutschen Botan. Ges. XIX, 1901, S. 178.

2) Über die Bestäubung von *Brachyotum ledifolium*. S. 114.

strieren. Die in Länge und Weite einem Meliphagidenschnabel entsprechende Blütenröhre ist grade oder ganz schwach gebogen und bis auf die fünf kleinen Zipfel und ihren zunächst gelegenen Röhrenteil, die weiß sind, durch leuchtend tief-karminrote Farbe ausgezeichnet. Narbe und Staubgefäße sind zugleich reif; Fremdbestäubung wird aber dadurch begünstigt, daß erstere etwas über die pollenbedeckten Antheren im Blüteneingange vorragt. Ich sah die Blüten in der Umgegend von Sydney wiederholt von Meliphagiden besucht.

Bei manchen *Erica*-Arten des Kaplandes ist die Krümmung der Blütenröhre stärker ausgeprägt. So bei

Erica Plukenetii L. mit weit vorragenden und *E. tubiflora* Willd. (Fig. 7) mit fast eingeschlossenen Geschlechtswerkzeugen. An beiden konnte ich am bzw. auf dem Tafelberge Nektarinienbesuch beobachten.



Fig. 7. *Erica tubiflora* Willd. Blüte in natürlicher Größe und Stellung. *Erica*-Form des Röhrenblumen-Typus.

Durch Größe, Form und Farbe und den Nachweis des stattfindenden Vogelbesuches als ornithophile charakterisierte Röhrenblumen sind bereits aus einer ganzen Reihe von Pflanzenfamilien bekannt, wie folgende Zusammenstellung zeigen mag. In dieser ist zugleich auch die Farbe[1]) des Schauapparates (der nicht immer auf die Blütenröhren beschränkt ist, sondern zuweilen in der Hauptsache von farbigen Hochblättern übernommen wird) und der Beobachterund Schauplatz des Besuches durch honigsaugende Vögel angegeben.

Bromeliaceae:

Quesnelia arvensis Mez. Rot. (Einzelblüte blau.) E. Ule in Brasilien (Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. XIV, 1896, S. 412/13).

Liliaceae:

Phormium tenax Forst. Gelbrötlich. Thomson auf Neuseeland (New. Zeal. S. 287). Verfasser im Botan. Garten Sydney.

Knipfofia Thomsoni Bak. Volkens in Ostafrika (Festschrift für Schwendener. S. 268).

Aloë Volkensii Engl. Volkens in Ostafrika. (Ebenda.)

A. lateritia Engl. Volkens in Ostafrika. (Ebenda.)

Crassulaceae:

Cotyledon quitensis Bak. Rot. Lagerheim in Ecuador (Über die Bestäubung von *Brachyotum ledifolium*. S. 114).

C. orbiculata L. Marloth in Südafrika (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XIX, 1901, S. 178).

---

1) Soweit diese in der Literatur angegeben ist.

C. tuberculosa L. }
C. coruscans Haw. } Ebenso.

Rochea coccinea DC. Rot. Marloth in Südafrika (Ebenda).

Leguminosae:

Sophora tetraptera Ait. Gelb. Buller auf Neuseeland (Trans. New. Zealand Inst. XXXI, 1899, S. 10 Anm.) und Reiche in Chile (Engler-Drude, Vegetation der Erde. Bd. VIII, S. 151).

Penaeaceae:

Sarcocolla squamosa Bth. Rot. Scott Elliot in Südafrika (*Ornithophilous Flowers* in South-Afrika. S. 273).

Lythraceae:

Cuphea fuchsiifolia St. Hil. Schwacke in Brasilien (Englers Pflanzenreich. Heft 17, S. 163, *Lythraceae* von Köhne).

Melastomaceae:

Brachyotum ledifolium (Desr.) Cogn. Rotgelb. v. Lagerheim in Ecuador (Über die Bestäubungs- und Aussäungseinrichtung von *Brach. ledif.* Bot. Notis. 1899, S. 105—122).

Ericaceae:

Thibaudia. Jameson in den Anden (Delpíno: Ult. oss. P. II. F. II, S. 334).

Erica Plukeneti L. Rot. Scott Elliot in Südafrika (*Ornith. Flow.* S. 269/70).

E. purpurea L. Rot. Ebenso.

E. fascicularis L. Rot. Ebenso.

E. mammosa L. Rot. Marloth in Südafrika (Ber. Deutsch. Bot. Ges. XIX, 1901, S. 177).

E. concinna Ait. }
E. cerinthoides L. }
E. brachialis Salisb. } Marloth in Südafrika. (Ebenda.)
E. coccinea Berg. }
E. tubiflora Willd. Rot. }

Epacridaceae:

Dracophyllum longifolium R. Br. Thomson auf Neuseeland (Knuth: Handbuch. III, 2, S. 10).

Styphelia spec. Quoy und Gaimard in Ostaustralien (Delpino: Ult. oss. P. II. F. II, S. 331).

Epacris longiflora Cav. Rot. Verfasser in Ostaustralien.

Loganiaceae:

Desfontainea spinosa R. et P. Rot. Dusén im Feuerland (Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901—1903. IV, Heft 2).

Verbenaceae:

Rhaphithamnus longiflorus Miers. Johow auf Juan Fernandez (Vergl. Botan. Centralbl. 69, 1897, S. 324—331).

Labiatae:

Salvia splendens Sellow. Rot. Waterton in Cayenne (nach Knuth: Handbuch. III, 2, S. 88).

Solanaceae:

Jochroma macrocalyx Benth. Violett. von Lagerheim in Quito (Ber. d. D. Botan. Ges. IX, 1891, S. 348—351).

J. pauciflorum Damm. Blauviolett. R. E. Fries in Südamerika. (Knuth III. 2, 350.)

J. tubulosa Benth. Tiefblau. Knuth in Berkeley (Handbuch. III, 2, S. 102).

Nicotiana glauca R. Grah. Gelb. Marloth in Südafrika (Ber. d. D. Bot. Ges. 1901) und Knuth in Berkeley (Handbuch. III, 2, S. 109).

Scrophulariaceae:

Pentastemon barbatus var. *labrosus* Gray. Rot. A. J. Merrit in Kalifornien (Knuth: Handbuch. III, 2, S. 120).

Castilleja affinis H. et A. Rot. A. J. Merrit in Kalifornien (Knuth: Handbuch. III, 2, S. 131).

C. coccinea Spreng. Rot. Robertson in Illinois (Knuth: Handbuch. III, 2, S. 130/31).

Halleria abyssinica Jaub et Spach. Volkens am Kilimanjaro (Festschrift für Schwendener. S. 268).

H. lucida L. E. E. Galpin im Kapland (Knuth: Handbuch. III, 2, S. 114).

Bignoniaceae:

Campsis radicans Seem. Orangerot. Asa Gray in Nordamerika (Americ. Journ. Sci. Arts. 3 ser., XIII, S. 125; Scient. Papers I, 1889, S. 227), G. Sprang ebenda (Bot. Gaz. VI, S. 302—303), M. S. Evans in Natal (Knuth: Handbuch. III, 2, S. 134).

Tecomaria capensis Fenzl. Rot. Scott Elliot und E. E. Palpin im Kaplande (Knuth: Handbuch. III, 2, S. 133), Verfasser in Ostaustralien.

Eccremocarpus scaber Ruiz et Pav. Johow in Chile (zur Bestäubung chilenischer Blüten. I, S. 121).

Gesneriaceae:

Mitraria coccinea Cav. Rot. Johow in Chile (Zur Bestäubung usw. II, S. 28).

Sarmienta repens Ruiz et Pav. Rot. Johow in Chile (Ebenda, S. 25ff.).

Acanthaceae:

Sanchezia nobilis Hook. Gelb. Knuth (Handbuch. III, 2, S. 151).

Rubiaceae:

Manettia spec. Fr. Müller in Brasilien (Botan. Zeitung. 1870, S. 275).

Caprifoliaceae:

Lonicera sempervirens L. Rot. A. Gray, Robertson und Hancock in Nordamerika (Knuth: Handbuch. III, 2, S. 192).

Campanulaceae:

Siphocampylus giganteus G. Don. Jameson (Delpino: Ult. oss. P. II, F. II, S. 334).

Siphocampylus spec. Rot. von Lagerheim in Ecuador (Über die Bestäubung von *Brachyotum ledifolium*. S. 114).

6. Explosionsblumen-Typus.

Verschiedengestaltete, meist auffallend gefärbte Blumeneinrichtungen, die bei geringer Anpassung an die Größen- und Formverhältnisse der Besucher die Sicherheit der Bestäubung dieser dadurch bewirken, daß sie sich erst durch einen von außen kommenden Anstoß völlig öffnen, die Geschlechtsorgane freigeben und dabei den Pollen ausstreuen.

Ich habe früher[1]) als Beispiel eines ausgezeichneten Pollenexplosionsapparates die Blüten von *Loranthus Dregei* E. Z. (von der Insel Sansibar) beschrieben. Diese stehen in zwei- bis vierzähligen Köpfchen, die zu mehreren auf kurzen Stielchen aus den Achseln der Laubblätter entspringen. Als Nektarium fungiert ein wenig erhabener, aus fünf winzigen Buckelchen bestehender Ring auf der Oberseite des Ovariums um die Basis des Griffels. Der Honig sammelt sich im Grunde der $4\frac{1}{2}$ cm langen Blütenröhre an, wo er durch eine starke Einschnürung der letzteren oberhalb ihres schwach bauchig erweiterten untersten Teiles vollständig gegen kleine Insekten verwahrt ist. Fig. 8 (rechts) zeigt eine Blüte soweit geöffnet, wie sie sich ohne Zutat einer von außen kommenden Kraft zu öffnen vermag. In diesem Stadium ist also die Röhre oben und unten noch vollkommen geschlossen, während in mittlerer Höhe die 5 Kronzipfel als schmale Streifen sich voneinander entfernt und zwischen sich in Gestalt von 5 relativ weiten Schlitzen ebensoviele Zugänge zum Blütengrunde geschaffen haben. Berührt jetzt ein besuchendes Tier bei dem Bestreben, seinen vorgestreckten Saugapparat in einen der Schlitze einzufügen, die Spitze der Blüte, so löst sich blitzschnell die Verbindung der 5 Kronzipfel bis oben hin und diese spreizen sich auseinander. Die Staubfäden, deren bis dahin ebenfalls verwachsene und

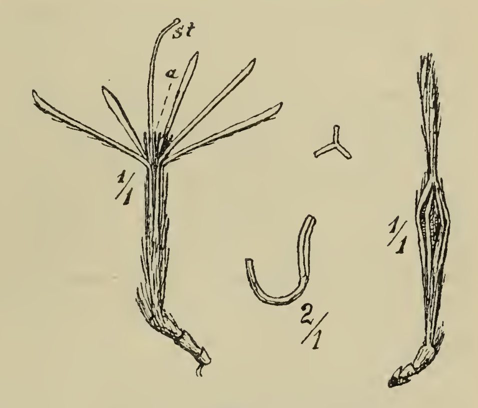


Fig. 8. *Loranthus Dregei* E. Z.
Rechts: Blüte im ersten Stadium. Links: Blüte im zweiten Stadium. In der Mitte: abgeschleuderter Teil eines Staubgefäßes (unten) und der dreiflügelige Pollen (oben, stark vergrößert).

1) Blütenbiologische Fragmente S. 244 ff.

den Griffel umschließende Antheren schon vorher geöffnet waren, rollen sich ebenso schnell spiralig auf; sie brechen dabei an einer vorgezeichneten Stelle ab und schleudern hierdurch ihre Enden (Fig. 8, unten in der Mitte) mit Heftigkeit fort, wodurch der Besucher unvermeidlich mit Pollen behaftet wird. In besonderer Anpassung an diese Funktion sind die einzelnen Pollenkörner nicht kugelig, sondern dreiflügelig geformt (Fig. 8, oben in der Mitte), wodurch offenbar in gleicher Weise die Leichtbeweglichkeit im Augenblicke der Explosion, als auch das Haftenbleiben im Haar- oder Federkleide der Besucher begünstigt wird.

In diesem, durch Fig. 8 (links) dargestellten Blütenstadium ragt die Narbe frei aus der Blüte vor und kann von einem Besucher, der schon vorher eine oder mehrere Blüten zur Explosion gebracht hat, mit Pollen belegt werden, wenn er hier in gleicher Weise wie dort zum Honig vorzudringen versucht. Die starke Spannung der Staubfäden und Kronzipfel, bei der eine geringe Berührung ihre blitzschnelle Trennung herbeizuführen vermag, kommt wie folgt zustande. Die Staubfäden haben das Bestreben, sich nach innen einzurollen (wohl bedingt durch verschiedene Wachstumsintensität auf beiden Seiten) und würden hierbei mit ihren die Antheren tragenden Enden aus dem oberen Kronteile nach unten durchgleiten, wenn sie nicht durch die allmähliche Verschmälerung der Röhre an dieser Stelle daran gehindert würden. So üben sie also einen nicht unerheblichen Druck auf die Teile des Perigons aus und veranlassen deren Zipfel an der Stelle, wo diese am wenigsten fest miteinander verbunden sind und zugleich die geringste mechanische Festigung erfahren haben, nach außen auszubiegen. Hierdurch wird wiederum die Spannung der Kronzipfel an der Spitze der Blüte, wo sie noch miteinander verbunden sind, aufs höchste gesteigert. Denn entgegen den Staubfäden bekunden sie das Bestreben, sich an der Außenseite zu verkürzen, was nach Auslösung der Spannung ihr Auseinanderspringen zur Folge hat.

M. S. Evans konnte sowohl bei *L. Dregei* wie bei dem eine ähnliche Blüteneinrichtung zeigenden *L. Kraussianus* in Natal die regelmäßigen Besuche von Nektarinien feststellen (»Nature«, January 1895).

Volkens hat nach eingehender experimenteller und anatomischer Untersuchung eine ausführliche Beschreibung der Verhältnisse bei *Loranthus Ehlersii* Schwfrth. vom Kilimanjaro gegeben. Die Bestäubungseinrichtung der Blüten dieser Pflanze stimmt im wesentlichen mit der von *L. Dregei* überein. Volkens konnte auch die die Kreuzung vermittelnden Nektarinien bei ihrer Tätigkeit beobachten[1]. Auch bei *Loranthus poecilobotrys* Wth., deren Nektarinienbesuch ich auf der Insel Sansibar beobachten konnte, scheint der Mechanismus ein ähnlicher zu sein.

1) G. Volkens, Über die Bestäubung einiger Loranthaceen und Proteaceen. Festschrift für Schwendener, Berlin 1899, S. 251 ff.

An den beschriebenen Bestäubungsapparat von *Loranthus* schließt sich derjenige gewisser *Protea*-Arten, bei denen ebenfalls eine Explosion des Pollens bewirkt wird, an. Volkens (a. a. O.) beobachtete Honigvögel als Bestäuber von

Protea kilimandscharica Engl. und *Pr. abyssinica* Willd. und erläutert in sehr anschaulicher Weise den Blütenmechanismus der erstgenannten Art. Ein nachträgliches Längenwachstum des Griffels bewirkt hier die Spannung der Blütenhülle und Pollenblätter, welche bei einem von außen kommenden Anstoße den Pollen zur Explosion bringen.

Bei *Protea* haben sich zahlreiche Einzelblüten vollkommener als bei *Loranthus* zu einer Blumeneinrichtung höherer Ordnung vereinigt und bilden ein großes, von zahlreichen Hochblättern umgebenes Köpfchen. Dadurch ist auch ohne Explosionseinrichtung die genügende Behaftung eines Besuchers mit Pollen in höherem Maße sichergestellt. Es bleibt von Fall zu Fall für jede Art zu entscheiden, ob sie dem Pinselblumentypus, dem Körbchenblumentyp oder dem hier behandelten Typus der Explosionsblumen einzureihen ist und ob eventuell die Explosionseinrichtung als untergeordneter Mechanismus für die Sicherung der Fremdbestäubung nur von geringerer Bedeutung ist (vgl. weiter unten).

* * *

Hiermit ist die Reihe der aktinomorphen Vogelblumen erschöpft und zwei weitere ornithophile Typen lassen als zygomorphe Blütenformen die weitestgehenden Anpassungen an ihre Besucher erkennen. Schon die gebogenen Röhrenblüten verlangen von den mit gebogenem Schnabel ausgestatteten Honigvögeln eine Annäherung und Ausbeutung in ganz bestimmter Körperstellung und leiten damit zu den zygomorphen Typen über. Um ein weitergehendes Beispiel anzuführen, hat die Scrophulariacee

Halleria abyssinica Jaub et Spach., bei der Volkens Nektarinienbesuch beobachten konnte, vorn etwas erweiterte, dem Nektarinienschnabel entsprechend gekrümmte Röhrenblüten, deren vorragende Geschlechtsorgane den Besucher von oben berühren. Hiermit ist der folgende Typus erreicht.

7. Rachenblumen-Typus.

Zygomorphe Blumenformen von lebhafter Färbung mit den Besucher von oben berührenden Geschlechtsorganen und zurückgeschlagener oder fehlender »Unterlippe«.

a) *Kigelia*-Form.

Als ausgezeichnetes Beispiel für den Rachen- (oder Lippenblumen-) Typus habe ich früher[1]) die Blüte von *Kigelia aethiopica* Dcne. beschrieben (Fig. 9). Der von einem wulstigen, gelben Ringe um die Basis des Fruchtknotens ab-

1) Blütenbiologische Fragmente. S. 236.

gesonderte Honig sammelt sich im röhrigen Grunde der Blumenkrone an. Hier wird er durch Haare, welche die Staubfäden dicht über ihrer Anheftungsstelle tragen, möglichst geschützt. Die trichterig-glockenförmige, gebogene Krone ist fast wagrecht, nur wenig schräg aufwärts, gerichtet und breitet ihren sammetartig kräftig purpurrot gefärbten Saum weit aus, wobei der die »Unterlippe« markierende Zipfel gegen die Basis der Blüte zurückgeschlagen ist. In dieser Stellung ragen die Antheren bis in den Schlund der Blütenkrone, während die mit ihnen zugleich entwickelte Narbe mit weit gespreizten Lappen derart über die Antheren und aus der Blüte hervorragt, daß sie bei eintretendem geeigneten Besuche zuerst berührt werden muß. Da die Narbenlappen aber, durch den Reiz der Berührung veranlaßt, sogleich zusammenklappen, so ist Selbstbestäubung ziemlich vollkommen ausgeschlossen, Fremdbestäubung aber um so sicherer gemacht. Größe und Form der Blüten von *Kigelia* passen vorzüglich zu den Dimensionen des Vorderkörpers der Nektarinien, und zweifellos sind

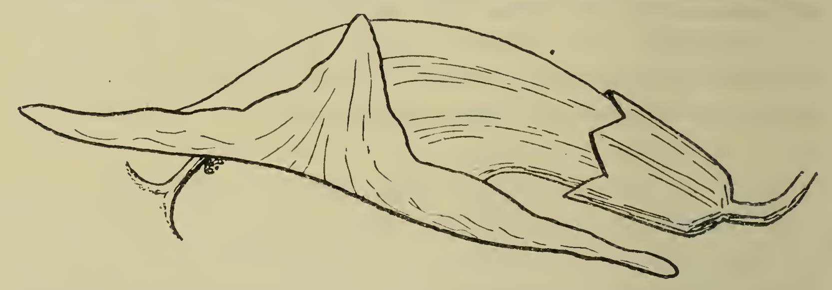


Fig. 9. *Kigelia aethiopica* Dcne. Blüte in natürlicher Größe und Stellung. Rachenblumen-Typus.

auch diese Vögel die einzigen legitimen Bestäuber der Pflanze. Ich sah im Küstengebiet Deutsch-Ostafrikas die Blüten wiederholt von ihnen besucht. Ebenso beobachteten VOLKENS[1]) am Kilimanjaro und HEUGLIN[2]) am Weißen Nil und am Gazellenfluß Nektarinienbesuch an *Kigelia*-Blüten.

Vielleicht noch stärker ausgeprägt als *Kigelia* zeigen gewisse ornithophile *Salvia*-[3]) und *Leonotis*-Arten den Rachen- (Lippen-) Blumen-Typus. Bei ihnen ist, gegenüber den bienenblumigen Verwandten, die Unterlippe gleichfalls mehr oder weniger zurückgebogen, während im übrigen der Bestäubungsmechanismus im wesentlichen der gleiche ist. SCOTT-ELLIOT (a. a. O.) gibt eine Beschreibung der Blüteneinrichtung von

Salvia aurea L. und von

Leonotis ovata Spreng. und konnte deren Ornithophilie auch durch die Beobachtung ihrer Besucher nachweisen. Das letztere geschah durch VOLKENS (a. a. O.) für

1) Festschrift für SCHWENDENER. Berlin 1899, S. 267.

2) Ornithologie Nordost-Afrikas. 1869.

3) Andere, auch ornithophile *Salvia*-Arten haben röhrenförmige Blüten — vergl. weiter vorn *Salvia splendens*.

Leonotis mollissima Gürke, und an

L. Leonurus R. Br. konnten Marloth[1]) und der Verfasser in der Umgebung von Kapstadt Nektarinienbesuch beobachten.

Dem Rachenblumentypus, der dem *Tipo labiato* Delpinós entspricht, lassen sich ferner auch die von Volkens durch die Beobachtung ihrer Besucher als vogelblütig erkannten *Lobelia*-Arten anreihen:

Lobelia Volkensii Engl. und

L. Deckenii (Aschers.) Hmsl. Die letztere Art sah auch Johnston von Nektarinien besucht. Desgleichen werden sich auch Arten der Gattung *Impatiens* hier einfügen lassen. Durch Volkens ist uns der Nektarinienbesuch von

Impatiens digitata Warb. und

I. Ehlersii Schwfth. bekannt geworden.

Hierher ist auch die Blüteneinrichtung von *Canna* zu stellen. Knuth gibt (Handbuch. III, 1, S. 186/87) die Abbildung und Beschreibung der Blüte von

Canna indica L. und beobachtete den Besuch von *Nectarinia pectoralis* an der Pflanze. In Südafrika sah Marloth (a. a. O.) die Blüten von *Nectarinia chalybea* besucht, und Johow (Zur Bestäubung chilenischer Blüten. I, S. 20—21) fand in Chile an der dort in vielen Varietäten gezogenen Blume Kolibris als Bestäuber; Rechinger sah *Canna indica* regelmäßig von der Meliphagide *Myzomela nigriventris* besucht[2]).

b) *Musa*-Form.

Eine zweite Gruppe von hier anzuschließenden Blütenformen ist durch gänzliches Fehlen einer eigentlichen »Unterlippe« und oft sackartige Ausbildung des Honigbehälters ausgezeichnet. Die Geschlechtsorgane ragen von unten her ganz frei vor und sind nur oben von einem schützenden Dach überwölbt; in extremen Fällen (z. B. *Grevillea*) fehlt aber auch dieses! Die große Honigmenge ist oft auffallend ungeschützt und frei zugänglich. Es sind sehr merkwürdige Blütengestalten, die hierher gehören, und unter allen ornithophilen Blüten weicht diese Form wohl im ganzen am weitesten von allen Entomophilen ab.

Die *Musa*-Form kommt, wie ihr Name besagen soll, vielen Bananenarten zu, und ich habe früher schon die (weibliche) Blüte von

Musa paradisiaca L. beschrieben (Blütenbiolog. Fragmente. S. 238 ff.). Der Honig wird in den Scheidewänden des Fruchtknotens ausgeschieden und sammelt sich in großer Menge als süße, etwas schleimige Flüssigkeit in dem kahn- oder holzschuhartig geformten nach vorn gerichteten medianen freien Blatt des inneren Blütenhüllkreises (Honigsack) an. Die zwei anderen Blätter dieses Kreises sind mit den drei des äußeren zu einem,

1) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XIX, 1901, S. 178.
2) Vergl. Schnarf a. a. O. S. 7.

hinter und über den Geschlechtsorganen vorragendem Dache (»Fahne«) vereinigt. Sie sind von gelblichweißer Farbe und bewirken vornehmlich die Augenfälligkeit der Einzelblüte, während der Gesamtblütenstand durch die großen purpurroten Deckblätter gehoben wird. Das vordere (untere), als Safthalter fungierende innere Blütenhüllblatt ist von glasigweißer Beschaffenheit, so daß man den Honig von außen durchscheinen sieht. Die Geschlechtsorgane ragen annähernd wagrecht vor, die Narbe etwas über die Staubgefäße hinaus. Das vordere, sechste Staubgefäß, das sich dicht über dem Honigbehälter befindet und daher für die Bestäubung nutzlos und einem besuchenden Tiere hinderlich ist, ist im Schwinden begriffen und fehlt den meisten Stöcken der Kulturbanane überhaupt (Näheres vgl. Werth: a. a. O.). Durch das dichtgedrängte Zusammenschließen der zugleich zur Entwicklung gelangenden Blüten eines Halbwirtels des großen Standes ist ein seitlicher Zugang zum Honigbehälter, der als unwirksam für die Pflanze von Nachteil wäre, verhindert.

Die zahlreichen nicht fruchtenden (scheinzwittrig-männlichen) Blüten des Standes weichen insofern von der beschriebenen Fruchtblüte ab, als sie nicht soweit geöffnet sind und der kahnförmige Nektarbehälter sich dicht an die Unterseite der Geschlechtsorgane anlegt. Hierdurch ist der Honig besser geschützt und unberufenen Gästen nicht so leicht zugänglich, während der kräftig geführte Schnabel eines honigsaugenden Vogels leicht über den Honigbehälter hinweg unter und zwischen den Geschlechtswerkzeugen durch zum Blütengrunde gelangen kann. Im übrigen ist die Blüteneinrichtung aus der Figur 10 zu erkennen.

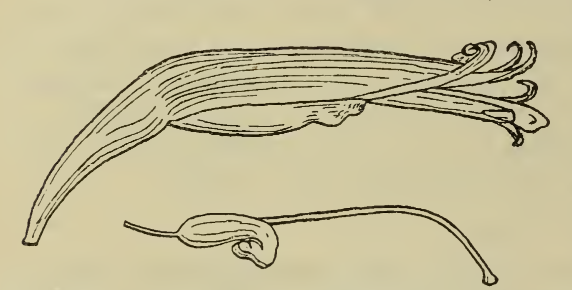


Fig. 10. Blüte von *Musa paradisiaca* L. und von *Grevillea macrostylis* F. Müll. *Musa*-Form des Rachenblumen-Typus. Beide in natürl. Größe.

Die beschriebene Blütenform zeigt wie es scheint die Mehrzahl der *Musa*-Arten, natürlich in mannigfachen geringen, für die jeweilige Art charakteristischen Variationen. Vogelbesuch wurde festgestellt bei

Musa paradisiaca L. (*M. sapientum* L.) durch v. Lagerheim, Knuth und den Verfasser (Knuth: Handbuch. III, 1, S. 174/75), bei

Musa textilis Née von Knuth (Ebenda. S. 173). Außerdem wurde an nicht näher bezeichneten Bananenblüten Besuch von Nektarinien oder Kolibris beobachtet von Scott-Elliot in Natal und im Ruwenzorigebirge, von Keulemann auf Princes Island und von Salvin in Guatemala [1]).

1) Siehe Werth: Blütenbiologische Fragmente. S. 240/41 und Knuth: Handbuch. III, 1, S. 169.

Ein weiteres ausgezeichnetes Beispiel für die (unterlippenlose) *Musa*-Form des Rachenblumen-Typus liefert die Gattung *Melianthus* der Melianthaceen. Bei den mehr oder weniger wagrecht orientierten, dunkelpurpurfarbenen Blüten von

Melianthus major L. bilden die beiden oberen Kelchblätter eine dachförmige, die vorgestreckten Geschlechtsorgane vor Regen schützende Fahne, während das unpaare untere Kelchblatt zu einem sackartigen »Sporn« geworden ist, in dessen Innern ein manschettenartiger Diskus in großer Menge bräunlichen Honig absondert. Die winzigen, schmalen Kronblättchen sind mit den Spitzen vor dem sonst ganz offenen Honigsack zusammengeneigt und verhindern das Ausfließen des dicklichen Saftes.

Scott Elliot beobachtete bei Kapstadt *Nectarinia chalybea* an den Blüten dieser Art und in der Karoo *Nectarinia famosa* an

Melianthus Comosus Vahl.

Den extremsten und markantesten Ausdruck erfährt die *Musa*-Form des Rachenblumen-Typus in der Proteaceengattung *Grevillea*. Als Beispiel sei

Grevillea punicea R. Br. gewählt. (vergl. die Figur [10 unten] von *Grevillea macrostylis* F. Müll.).

Ähnlich anderen Proteaceen wird auch hier schon im Knospenzustande der Pollen von den den Kronblattzipfeln fast filamentlos angewachsenen vier Antheren auf eine das Griffelende bildende Platte abgelagert. Der auf diese Weise für das Bestäubungsgeschäft die Gesamtheit der Geschlechtsorgane darstellende Griffel ragt schließlich weit aus der zu einem Honigsäckchen reduzierten Blütenhülle vor. Im Blütengrunde befindet sich vor der Basis des Fruchtknotenstieles ein polsterförmiges Nektarium, das reichlichen Honig in den krug- oder sackförmigen Safthalter sezerniert. Ein die Blüte besuchender Honigvogel wird, um den Honig zu saugen, seinen Schnabel unter dem Griffel in den Blütengrund (das Honigsäckchen) einführen und dabei, je nach der Größe der betreffenden Art, mit Schnabelwurzel oder Kopf die Griffelplatte berühren und sich mit Pollen beladen. Nachdem auf diese Weise die Griffelplatte allmählich ihres Pollens entledigt ist, entwickelt sich auf ihr die Narbe, auf die nun bei nochmaligem Besuche ein von einer jüngeren Blüte kommender Vogel den mitgebrachten Pollen abstreifen wird.

Die kleine Blütenhülle sowie der Griffel sind leuchtend rot gefärbt und die Wirkung des Schauapparates wird bei der starken Reduktion der Blütenteile dadurch erhöht, daß eine Anzahl Blüten sich in doldiger Anordnung zu einem zierlichen, kronleuchterartig gestalteten Blütenstande vereinen (Für »ringsumfliegende Besucher« bestimmte Einrichtung Delpinos). An der beschriebenen Art konnte der Verfasser in der Umgebung Sydneys Vogelbesuch beobachten. Die Blumen von

Grevillea robusta A. Cunn. fand F. von Müller von Vögeln besucht,

während Johow an kultivierten Exemplaren in Chile Kolibris beobachtete (Knuth: Handbuch. III, 1, S. 251).

8. Fahnenblumen-Typus.

Zygomorphe Blumenformen von lebhafter, meist roter Färbung, mit den Besucher von unten berührenden Geschlechtsorganen und mehr oder weniger tief geborgenem Honig.

Als erstes Beispiel für diesen zweiten und letzten Typus zygomorpher ornithophiler Blüteneinrichtungen sei die früher schon von mir beschriebene *Erythrina indica* genannt; sie repräsentiert die erste hierher gehörende Form, die nach ihr als

a) *Erythrina*-Form

bezeichnet sei.

Erythrina indica Lam. (Fig. 11).

Alle Blütenblätter sind zwar von lebhaft roter Farbe, aber nur die Fahne ist groß und aufgerichtet und dient vornehmlich als Aushängeschild. Die vier übrigen Kronblätter sind stark reduziert und fungieren als Safthalter und -Decke; oben und seitlich sich stark deckend, lassen sie nur vorn und über der Geschlechtssäule einen schmalen Zugang zum Honige bestehen. Dieser wird in der bei Papilionaceen gewöhnlichen Weise abgesondert. Die Staubfäden und der Griffel ragen frei und weit vor; die vorderen freien Enden der Staubfäden sind schräg aufwärts gerichtet und stark divergierend. Durch die Stellung der Narbe über den Antheren ist bei eintretendem Besuche eines passenden Bestäubers Fremdbestäubung begünstigt.



Fig. 11. *Erythrina indica* Lam. Blüte in natürlicher Größe und Stellung. Fahnenblumen-Typus.

Als Besucher der Blüten dieser *Erythrina* beobachtete ich in Ostafrika (Insel Tumbatu) die Nektarinie *Anthotreptes hypodila* (Jard.)[1]. Scott-Elliot, Galpin und Marschall sahen

Erythrina caffra DC. von Nektarinien besucht (Werth: a. a. O. S. 244), während Volkens für

Erythrina tomentosa R. Br. die Ornithophilie feststellt[2].

---

1) Werth: Blütenbiologische Fragmente. S. 243.

2) Bestäubung einiger Laranthaceen. S. 268.

Zu der beschriebenen *Erythrina*-Form, die dem *Tipo amarillideo (forma a stami esclusi)* Delpinos entspricht, gehören des weiteren eine Reihe großblütiger Caesalpiniaceen. Bei ihnen ist allerdings die Rolle des Schauapparates nicht so ausschließlich auf die »Fahne« übergegangen, als bei *Erythrina indica*, die daher am schönsten den Typus der Fahnenblume illustriert. An

Poinciana regia Boj. und

Caesalpinia pulcherrima Sw., deren Nektarinienbesuch ich (a. a. O. S. 244) schon als wahrscheinlich bezeichnet hatte, ist inzwischen durch H. Winkler in Kamerun, an ersterer auch von Ledien am Kongo, an letzterer von Knuth in Buitenzorg der Besuch von Honigvögeln nachgewiesen worden[1].

Amherstia nobilis Wall., schon von Delpino als vogelblütig gedeutet, wurde von Knuth auf Java näher untersucht, und Honigvögel wurden von ihm als Besucher beobachtet[2].

Die letztgenannten Blumen, vor allem *Poinciana*, deren fünf Kronblätter noch fast gleich gestaltet sind, leiten über zu einer zweiten Form des zur Behandlung stehenden Blumentypus, zu der

b) *Amaryllis*-Form.

Es sind hierher zu zählen trichterförmige große Blumen, die durch horizontale leicht abwärts gerichtete Stellung und herabgebogene Geschlechtsorgane eine deutliche Zygomorphie zeigen. Die Blütenform ist von den als Zierpflanzen gezogenen *Amaryllis*-Arten hinreichend bekannt. Von wohl sicher hierher gehörigen Amaryllidaceen ist Kolibribesuch bekannt geworden an

Alstroemeria Isabellana Herb. durch Ule[3]) in Brasilien und an einer unbestimmten

Alstroemeria-Art durch Jameson in Ecuador[4]).

Diesem ornithophilen *Amaryllis*-Typus Delpinos reihen sich auch viele Kaktus-Gewächse an, in deren glockig-trichterförmigen, mehr oder weniger wagrecht gestellten, leuchtend roten Blüten die zahlreichen Staubgefäße und der Griffel den unteren Kronblättern aufliegen.

Von Kolibri-Arten wurden *Cometes sparganurus* Gould in Bolivia und Chile (nach Delpino: Ult. oss. P. II. F. II., S. 335), sowie *Patagona gigas* Viell. in Chile an Kaktus-Blüten beobachtet. Auch sah Taylor in Hon-

---

1) H. Winkler: Beiträge zur Morphologie und Biologie tropischer Blüten und Früchte. Englers Botanische Jahrbücher. 38. Bd., S. 244 (1906). — F. Ledien: Zwei schöne Blütenbäume des Palmenhauses zu Dahlem. Gartenflora 1912, Heft. 5. — P. Knuth: Handbuch. III, 1, S. 382.

2) Handbuch. III, 1, S. 356—57.

3) Berichte d. Deutschen Botanischen Gesellsch. XVII, 1899, S. 62.

4) Knuth: Handbuch. III, 1, S. 151.

duras die Blüten einer unbestimmten Cactee von Hunderten des dort einheimischen Kolibri *Pyrrhophanea cinnamomea* Gould besucht. Die roten Blüten von

Opuntia cylindrica DC. sah G. VON LAGERHEIM in Ecuador von den Kolibriarten *Lesbia eucharis* Bourc. und *Lafresnaya flavicaudata* Fras. besucht. An den Blüten von

Nopalea coccinellifera S. Dyck beobachtete SALVIN in Guatemala den Kolibri *Doricha enicura* Salvin [1]).

Eine dritte Form des Fahnenblumen-Typus ist dadurch ausgezeichnet, daß sie erst auf einen von außen kommenden Druck aus einem sie umschließenden Futteral die Antheren oder den Pollen allein und oft auch die Narbe freigibt. Es gehören zu dieser

c) *Clianthus*-Form

zunächst eine Reihe von Papilionaceen, bei denen Griffel und Staubfäden nicht wie bei den vorgenannten *Erythrina*-Arten nakt vorragen, sondern wie bei unseren heimischen Vertretern dieser Familie von dem »Schiffchen« umschlossen sind.

Clianthus Dampieri Cunn.

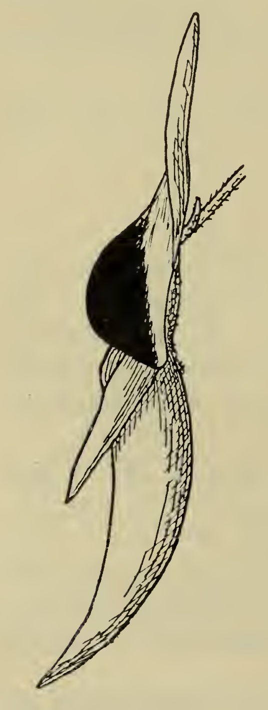


Fig. 12. *Clianthus Dampieri* Cunn. Blüte in natürlicher Größe und Stellung. Fahnenblumen-Typus.

Die prächtigen hochroten Blüten dieser in den Ebenen des inneren Südostaustralien heimischen Art (Fig. 12) hängen, zu je 6 Stück etwa, in wirteliger Anordnung senkrecht herab. Ein dieselben berührender Vogel muß — angeklammert an der Hauptachse des Blütenwirtels — seinen Schnabel senkrecht aufwärts führen, wenn er zum Honig gelangen will, wobei er wahrscheinlich mit der Unterseite seines Körpers die Spitze des Schiffchens berühren wird. Die nach innen wulstförmig vorspringende Basis der Staubgefäß-Säule bildet das Nektarium. Der sehr reichliche Honig sammelt sich hier im Blütengrunde an, tritt aber bei seiner Menge weit aus der Höhlung zwischen den Basen der Staubfäden hervor und ist jederseits des zehnten, oberen, freien Staubfadens durch eine breite Lücke zugänglich. Die Staubgefäße erreichen nur ungefähr die halbe Länge des Schiffchens; der Pollen gelangt aber (bei der hängenden Orientierung der Blüte) in die Spitze des großen, langen Schiffchens, wo er bei einem gegen dieses gerichteten Drucke von der Griffelbürste nach außen befördert wird.

1) Nach KNUTH: Handbuch. III, 1, S. 517 und 520.

Die Griffelspitze ist mit einer — leicht durch Reibung abzuschürfenden — Gewebekappe versehen, unter welcher die Narbe zunächst verborgen liegt. Letztere ist also erst empfängnisfähig, wenn die Griffelspitze öfter berührt (gerieben) worden und damit wohl aller (blüteneigener) Pollen von ihr fortgenommen ist.

Die Fahne der *Clianthus*-Blüte ist vollkommen zurückgebogen, so daß ihre Spitze entgegengesetzt derjenigen des Schiffchens gerichtet ist. Am Honigeingange ist die Fahne zu einem dicken runden, schwarzen oder tief-violett-schwarzbraunen Höcker (Saftmal!) aufgetrieben. Die Flügel sind schmal und unbedeutend.

Ganz dieselbe Blüteneinrichtung zeigt

Clianthus puniceus Banks et Sol.

Die auch ungefähr ebenso großen Blüten hängen gleichfalls senkrecht herab und sind von karmin-ziegelroter Färbung mit dunkelkarminfarbenem Saftmal. Die Blüten dieser auf Neu-Seeland heimischen Pflanze werden dort nach G. M. Thomson (vergl. Knuth: Handbuch. III, 1, S. 397) eifrig von Meliphagiden besucht. An kultivierten Exemplaren beobachtete v. Lagerheim (Über d. Bestäub. v. *Brachyot. ledifol.* S. 114) in Ecuador Kolibris.

Die nach abwärts gerichtete Lage des Schiffchens bei senkrecht hoch stehender (»ganz zurückgeschlagener«) Fahne ist typisch für die ornithophilen Papilionaceen mit in der Carina eingeschlossenen Geschlechtsorganen. Sie findet sich auch wieder bei den entzückend von Scharlach bis Purpur abgetönten Blüten von

Kennedya rubicunda Vent.,

deren Besuch durch Honigvögel ich aus einem Aquarel des australischen Malers N. W. Cayley ersehe. Bei den in den Gesamtdimensionen — bei gleich tiefer Honigbergung — weit geringeren ziegel-scharlachroten Blüten von

Sutherlandia frutescens (L.) R. Br. des Kaplandes ist jedoch die Fahne nicht zurückgeschlagen, sondern nur aufgebogen. Die mehr oder weniger herabhängenden Blüten mit im übrigen ähnlicher Einrichtung wie bei den vorgenannten Arten werden nach Scott Elliot in Kapland vielfach von *Nectarinia famosa* L. besucht. Knuth sah an den Blüten in Kalifornien den *Kolibri Trochilus anna* (Less.).

An dieser Stelle sei noch kurz darauf hingewiesen, daß die schon lange (Delpino: Ult. oss. P. I. S. 64—66) als ornithophil erkannten Blüten von

Corallodendron (*Erythrina*) *crista galli* L., die im Unterschied zu der oben näher beschriebenen Blüte von *Erythrina indica* und anderen eine wohl ausgebildete, Staubfäden und Griffel umschließende Carina besitzen, weder der *Erythrina*- noch der *Clianthus*-Form des Fahnenblumen-Typus zuzuzählen ist, sondern mit *Salvia aurea*, *Leonotis* und anderen der zuerst beschriebenen Form (*Kigelia*-Form) des Rachenblumen-Typus zugehört. Die Blüte hat durch Drehung des Blütenstiels eine die Fahne als Labellum

nach abwärts kehrende Lage erhalten, während das Schiffchen zu einem die Geschlechtsorgane umschließenden »Dach« geworden ist. Die gegenüber anderen ornithophilen Rachenblumen minder ausgeprägte Verkümmerung der »Unterlippe« ist aus der ursprünglichen Fahnennatur dieses Gebildes leicht verständlich.

Noch ist hier eine ausgezeichnete ornithophile Blüteneinrichtung zu erwähnen, die schon mehrfach beschrieben ist[1]). Es ist die von

Strelitzia Reginae Ait.

Die zwei verwachsenen inneren Blütenhüllblätter umschließen hier, gleich dem Schiffchen der Papilionaceen, die Geschlechtsorgane (wobei jedoch die langgestreckte klebrige Narbe aus der Umhüllung hervorragt), während die aufrecht stehenden zwei größeren der äußeren Blütenhüllblätter als Fahne fungieren. Ein sich auf die Blütenscheide niederlassender Vogel wird bei dem Versuch, das die Antheren umschließende Futteral niederzudrücken, um zum Honig im Blütengrunde zu gelangen, fast unvermeidlich die frei vorragenden Narben berühren und sich an den durch den Druck freigelegten Antheren mit Pollen behaften.

Schon Darwin konnte Nektarinienbesuch an *Strelitzia Reginae* beobachten[2]), und Scott Elliot erwähnt eine gleiche Beobachtung durch Mac Owan. An

Strelitzia Augusta Thunb. konnte Verfasser im Botanischen Garten in Sydney Vogelbesuch feststellen.

B. Allgemeiner Teil.

Allgemeine Eigentümlichkeiten der Vogelblumen und ihrer Kreuzungsvermittler.

1. Die Gestaltung der Vogelblumen.

a) Allgemeines.

Von den Formeigentümlichkeiten der Vogelblumen ist schon durch Delpino (Ult. osserv.) der Mangel eines Anflug- und Sitzplatzes in der Blüte hervorgehoben worden. Es ist das in der Tat eine markante Eigentümlichkeit der ornithophilen Blütenanpassungen, die vielfach allein schon eine scharfe Trennung gegen sonst nahestehende entomophile Einrichtungen ermöglicht. Diese Formeigentümlichkeit darf ohne Zwang mit den Größen- und Gewichtsverhältnissen der Kreuzungsvermittler aus der Klasse der Vögel in Beziehung gebracht werden. Zum Unterschied von der großen Mehrzahl der Blüten besuchenden Insekten steht bei den Honig saugenden Vögeln nur das Saugorgan (der Schnabel) allein oder dieses mit Kopf und Brust im Größen- und Formverhältnis zu den regelmäßig von ihnen be-

1) Hildebrandt: Bot. Zeitg. 1869, S. 508. Scott-Elliot: a. a. O. IV, S. 261.
2) E. Delpino: Ult. Oss. II, 2, S. 270.

suchten Blüten. Wenn es sich auch ausnahmsweise einmal beobachten läßt, daß eine Nektarinie oder Meliphagide sich für einen Augenblick an eine Blüte selbst hängt, so liegt doch in der ganz überwiegenden Zahl der Besuchsfälle der Stütz- oder Sitzpunkt außerhalb der Blüte. Die Blütenstandsachse oder ein nahbenachbarter Zweig sind es, an die in der Regel Nektarinien wie Meliphagiden usw. sich anklammern, um durch geschicktes Recken, Drehen und Wenden des Körpers Kopf und Hals in diejenige Stellung zu bringen, die dem Vogel eine Ausbeutung der Honigquelle ermöglicht und der Blume zugleich die Pollenübertragung gewährt. Sind geeignete Stützpunkte in der Nähe der Blüte nicht zu finden, aber vielleicht auch sonst aus purer Laune, beuten die genannten Vögel auch frei — unter vibrierendem Flügelschlag — vor der Blüte schwebend diese aus, ein Verfahren, das bei den Kolibris Amerikas die Regel zu bilden scheint.

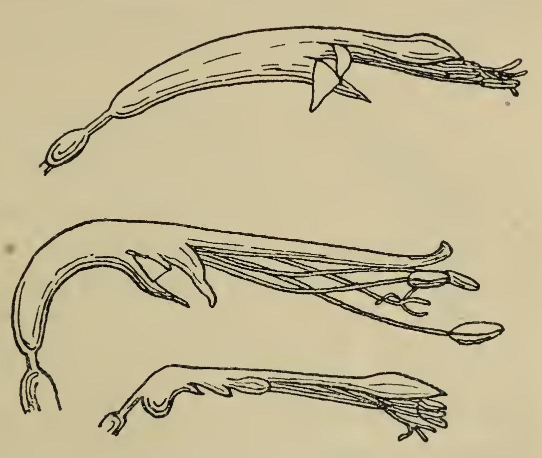


Fig. 13. Blüte von *Antholyza aethiopica* L. (oben), *A. bicolor* Gasp. (in der Mitte), *A. saccata* Baker (unten).
Zur Veranschaulichung der Entwicklung der *Musa*-Form des Rachenblumentypus. (Die mittlere Figur nach Porsh.)

Bei denjenigen Blumentypen, bei denen in der entomophilen Ausbildung ein anderen Zwecken (Schauapparat usw.) nur nebenher dienendes Anflugbrett oder Sitzbrett ausgebildet ist, ist der sonst verwandte ornithophile Typus durch das Fehlen, die sichtliche Verkümmerung oder Ausdemwegeräumung dieses »Brettes« gekennzeichnet. Besonders auffallend ist dies bei dem zygmorphen Rachenblumentyp. Wir brauchen nur die Blüten der ornithophilen *Salvia aurea* mit denen unserer bienenblütigen Wiesen-Salbei-Arten, diejenigen der ornithophilen vorn genannten *Leonotis*-Arten mit unseren heimischen entomophilen *Lamium*-Arten zu vergleichen, um das Gesagte bestätigt zu finden. Wie ich früher (Blütenbiolog. Fragmente) ausführlicher auseinandergesetzt habe, ist bei der ornithophilen Bignoniacee *Kigelia aethiopica* die Unterlippe vollständig zurückgeschlagen — vorgestreckt müßte sie den Nektarinien beim Versuch, den Honig zu naschen, hinderlich sein —, während die Blüte der nah verwandten aber insektenblütigen *Markhamia tomentosa* (Benth.) K. Sch. eine weit vorgestreckte Unterlippe hat.

Die Behinderung der nicht auf der Blüte selbst Platz nehmenden Blumenvögel durch eine vorgestreckte Unterlippe macht schließlich die

Ausprägung der gänzlich oder fast ganz lippenlosen »Rachenblumen« verständlich, wie sie uns in der »*Musa*-Form« aus einer Reihe von Pflanzenfamilien vorliegen und in ihrer Formgestaltung weit von allen Insektenblumen sich entfernen. Der gänzliche Fortfall der Unterlippe öffnet die sonst bei Rachenblumen stets vorhandene Honigröhre und führt bei dem starken Nahrungsbedürfnis der bestäubenden Vögel zu dem charakteristischen gedrungenen, d. h. sackartigen Honigbehälter. Die Gattung *Antholyza* macht uns durch Vorführung einiger Arten die phylogenetische Entstehung der »*Musa-Form*« aus mehr oder weniger röhrenförmigen Rachenblumen auf dem angedeuteten Wege verständlich (Fig. 13).

Wer angesichts solcher Formen, wie sie uns in *Musa*, *Melianthus*, *Antholyza*, *Grevillea* usw. vorliegen, noch eine Anpassung der Blüten an honigsaugende Vögel bezweifelt, wird wohl durch keinerlei Tatsachen zu überzeugen sein.

Auch der zweite zygomorphe Vogelblumentypus zeigt ähnliche Reduktionen. Die Blüte von *Erythrina indica*, von *E. caffra* usw. (Fig. 11) mit den ganz entblößten Geschlechtsorganen ist das vollendete Gegenstück zu *Grevillea* u. a. Während bei den entomophilen Papilionaceen gewöhnlich Carina und Flügel als Anflug- und Sitzplatz dienen, ist hier bei *Erythrina* das ganze vom Schiffchen und Flügeln gebildete Hebelwerk in Wegfall gekommen[1]). Bei den großblütigen ornithophilen Papilionaceen aber, bei welchen die die Geschlechtsorgane umschließende Carina erhalten geblieben ist (*Clianthus Dampieri* und *C. puniceus*, *Kennedya rubicunda*), ist sie sehr charakteristischer Weise, wie Fig. 12 (S. 340) zeigt, senkrecht herabhängend und nicht, wie sonst üblich, im rechten Winkel zur aufgerichteten Fahne wagrecht vorgestreckt!

Ein konstanter Unterschied der ornithophilen Röhrenblumen gegenüber entomophilen ist das Fehlen eines größeren, ausgebreiteten Saumes. Ein tellerförmig ausgebreiteter Saum, der bei insektenblütigen Röhrenblumen nicht nur als Schauapparat, sondern vor allem auch als Sitzplatz oder Anklammerungsscheibe für die Honig saugenden Tiere funktioniert, würde einem etwa von der Blütenstandsachse aus die einzelnen Blüten angehenden Vogel das Hineinbringen des Schnabels in die Röhre erschweren. Keine ornithophile Röhrenblume ist stieltellerförmig gestaltet, wie es bei den entomophilen Blütenröhren in so unzähligen Fällen zu konstatieren ist. Naheverwandte Formen, wie die ornithophilen *Epacris*-Arten und die entomophilen der Gattung *Watsonia* mögen dies illustrieren. In den verschiedensten Familien finden wir immer wieder die saumlosen ornithophilen Röhren-Formen, während die durch andere Größenverhältnisse und Farben gekennzeichneten insektenblütigen Formen fast stets einen deutlichen

1) Vergl. K. Schnarf; Vergleichende Charakteristik der Vogelblumen. Jahresber. d. Kgl. Staatsgymnasiums im VI. Bez. Wiens. 1912/13, S. 20.

und umfangreichen Saum aufweisen. Hat einmal eine ornithophile Röhrenblume lange Kronzipfel, so bilden sie dennoch bei der Entfaltung der Krone keinen Strahl, sondern rollen sich auf; wie wir es bei der Gattung *Styphelia* (Fig. 14) und bei der Acanthazee *Sanchezia nobilis* (Abbildung siehe KNUTH: Handbuch. III, 2, S. 151) beispielsweise sehen.

Zeigt sich so, »daß Anpassung an Bestäubung durch Vögel zu einer Reduktion solcher Eigentümlichkeiten führt, die bei entomophilen Blüten mit dem Empfang heranfliegender Insekten zusammenhängen«[1]), so sehen wir andererseits — entsprechend den Größenverhältnissen der Blumen besuchenden Vögel — bei ornithophilen Blütenpflanzen den Bestäubern besondere Sitz- und Anklammerungsgelegenheiten geboten, die außerhalb der zu bestäubenden Blüte im Blütenstande sich befinden. Oft erwähnt sind die »Sitzstangen« über den Blüten der chilenischen Bromeliacee *Puya chilensis* Mol.[2]). Bei den großblütigen Papilionaceen mit ausgebildeter Carina (Typus *Clianthus*) sahen wir diese, entgegen ähnlichen entomophilen Einrichtungen, herabgebogen. Bei der sonst derselben Formgruppe angehörigen *Strelitzia reginae* (vergl. oben) ist jedoch trotz der erheblichen Größe der Blüte die Staubfadenscheide wagerecht gestellt. Hier ist aber in der unmittelbar darunter vorgestreckten festen und steifen Braktee dem die Blüte besuchenden Vogel ein bestimmter Sitzplatz geboten, von wo aus er in ähnlicher Weise die Blüte ausbeuten kann, wie eine auf dem Schiffchen reitende Biene oder Hummel eine typische Papilionaceenblüte.

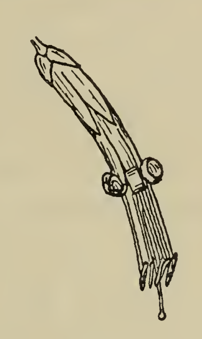


Fig. 14. *Styphelia longifolia* R. Br. Blüte in natürlicher Größe und Stellung. *Erica*-Form des Röhrenblumen-Typus.

Bei den *Musa*-Arten mit hängendem Blütenstand (Untergattung *Eumusa*) klammern sich die Honigvögel, wie KNUTH von *Musa textilis* beschreibt (Handbuch. III, 1, S. 173), an den den Blütenstand abschließenden, von braunroten Hochblättern umschlossenen Knospenzapfen und führen so von unten her den Schnabel in die Blüten ein.

Die starren Hüllschuppen der Körbchen der *Protea*-Arten gewähren den Honigvögeln Gelegenheit zum Anklammern und Aufsitzen. Nach VOLKENS (a. a. O. S. 265) lassen sich bei *Protea kilimandscharica* Engl. die Nektarinien auf den Kranz der äußeren Brakteen nieder und tauchen, ihn als Wandelbahn benutzend, ihren Schnabel in die Blüten.

Bei der ornithophilen Bignoniacee *Spathodea campanulata* P. B. bil-

1) K. SCHNARF, a. a. O. S. 20.

2) Vgl. JOHOW, Über Ornithophilie in der chilenischen Flora. Sitzgsber. d. Pr. Akad. d. Wiss. 1898. S. 332—341.

den nach den Untersuchungen von P. KNUTH[1]) und H. WINKLER[2]) die in der Mitte des kopfig gedrängten Blütenstandes stehenden Knospen oder, falls solche nicht mehr vorhanden sind, die dort zusammenneigenden von den Blüten zurückgeschlagenen Kelchblätter einen Anflugs- und Sitzplatz für die besuchenden Vögel, die sich nach außen und unten neigend Kopf und Schnabel in die mit der Mündung nach oben gerichteten offenen Blüten des Standes einführen. Die der *Kigelia* in der Form ähnelnde Blüte ist jedoch umgekehrt wie diese auf der Unterseite gewölbt und oben konkavgestalt. Dadurch kommt eine mit dem Rücken nach unten orientierte Blume der »*Amaryllis*-Form« zustande, die aber durch den oberhalb derselben sozusagen vorgeschriebenen Sitzplatz, wie WINKLER in Kamerun direkt beobachten konnte, ganz normal besucht und gekreuzt wird.

Das Gegenstück zu *Spathodea* bildet die Proteacee *Telopea speciosissima* R. Br., bei der zahlreiche Einzelblüten vom Tyus *Grevillea* mit dem Rücken nach außen und abwärts zu einem von roten Hochblättern umstellten mehr oder weniger kugelförmigen Stande vereinigt sind, auf dessen Gipfel ein honignaschender Vogel den geeignetsten Sitzplatz findet. Das tatsächliche Gebahren der Vögel bei dieser, schon von DELPINO als ornithophil erkannten, prächtigen Blume ist allerdings noch in der Natur (Neusüdwales) zu belauschen.

Die großen, senkrecht auf den Zweigen stehenden Blütenstände der *Banksia*-Arten blühen von unten nach oben auf. Der Honig saugende Vogel klammert sich, wie ich im östlichen Australien an *B. serrata* L. f.[3]) wiederholt beobachten konnte, kopfunter an dem Knospen tragenden oberen Teil des Standes an und führt den Schnabel in die darunter stehenden geöffneten Blüten ein. Bei den schräg orientierten Zylinderbürsten von *Callistemon* setzt sich der Vogel dagegen unterhalb der Blüten auf den Blütenstandzweig.

Selbstverständlich ist auch die bedeutende Größe der betrachteten Blüten ein ornithophiles Gestaltungsmerkmal. Die der Schnabellänge der Honigvögel angepaßten ornithophilen Röhrenblumen sind durchweg länger, als die bienenblütigen. Die ornithophilen *Erica*-Arten des Kaplandes haben eine durchschnittliche Blütenlänge von etwa 25 mm, während die größte unserer heimischen entomophilen *Erica*-Blüten, die von *E. carnea* L., höchstens 7 mm lang wird. Keineswegs sind aber die ornithophilen Blütenröhren die längsten, die es überhaupt gibt. Sie werden von den tropischen Schwärmerblumen vielfach an Länge ganz erheblich übertroffen, unterscheiden sich sonst aber von diesen, wie oben schon angedeutet,

---

1) Handbuch. III, 2, S. 136—138.

2) ENGLERS Jahrbücher 38 (1906). S. 261—266. Hier eine sehr anschauliche Abbildung.

3) Das allmähliche Abblühen eines großen Standes dauert gut 20 Tage.

durch das Fehlen eines deutlichen, ausgebreiteten Saumes, ferner durch geringere Enge und lebhafte, meist rote Färbung.

Stärker als bei den Röhrenblumen tritt die Größe der an Vogelbestäubung angepaßten Blüten naturgemäß bei solchen hervor, die auch einen Teil des Vorderkörpers des Tieres beim Besuche aufnehmen. Die Bignoniaceen *Kigelia aethiopica* und *Spathodea campanulata* sind gute Beispiele, die selbst in ihrer durch Großblütigkeit ausgezeichneten Verwandtschaftsgruppe auffallen. Die großen Glocken von *Abutilon* und mehr noch von *Hibiscus* (Fig. 5), die mächtigen Pinsel mancher Myrtaceen — bei *Jambosa vulgaris* DC.[1]) z. B. beträgt der Blütendurchmesser fast 10 cm — und Bombacaceen — bei *Bombax macrocarpum* K. Sch. ist die Staubfadenquaste über 20 cm lang —, die an Papilionaten erinnernden Blütenapparate der *Strelitzia*-Arten und ihrer Vorstufe bei *Ravenala madagascariensis* Sonn. — bei letzterer sind die äußeren Blütenblätter 20 cm lang — gehören zu den größten Einzelblüten ihrer näheren und ferneren Verwandtschaft. Auch die ornithophilen Papilionaten (*Erythrina*, *Clianthus*) fallen durch ihre Blütendimensionen aus der Größenordnung der großen Zahl ihrer Familienmitglieder heraus.

Auf ein weiteres hier anzuschließendes Merkmal ornithophiler Blüten machte Volkens (a. a. O. S. 268), sowie auch Fries[2]) und Johow (a. a. O.) besonders aufmerksam. Es ist die erhebliche mechanische Festigung bestimmter Blütenteile, wie sie fast bei allen zweifellos ornithophilen Formen zu finden ist. Der starre, federnde Griffel vieler Proteaceen, die harten Schuppen der Körbchenhülle von *Protea*, die enorme Dickwandigkeit mancher Blütenhüllen sind hier zu nennen. Letztere beträgt bei der Kronröhre von *Fagraea imperialis* Miq. nach Burck[3]) etwa 5 mm. Bei *Lapageria rosea* wird die eigentümlich wachsartig starre Beschaffenheit der Blütenteile hervorgehoben (Knuth: III, 1, S. 145). Die Pollenexplosionsblumen von *Loranthus* und *Protea* lassen die mechanischen Festigungen in einem besonderen Lichte erscheinen. Wenn diese auch, wie Volkens schon sagte, zweifellos mit der relativ großen Kraft der blumenbesuchenden Vögel in Zusammenhang stehen, so sind sie doch außerdem infolge der federnden Beschaffenheit bestimmter Blütenteile wahrscheinlich auch der Ausprägung mannigfacher Explosions- und Ausstreueinrichtungen besonders günstig gewesen. Diese brauchen nicht immer wie bei *Loranthus Dregei* den Blütentypus zu beherrschen, sondern treten wohl häufiger noch als Nebenapparate und -Einrichtungen innerhalb sonstiger Typen auf, so bei *Bruguiera eriopetala* W. et Arn.[4]) und bei *Ravenala* (siehe weiter unten).

---

1) Eine Abbildung gab ich S. 225 der Blütenbiolog. Fragmente.

2) R. E. Fries: Beiträge zur Kenntnis der Ornithophilie in der südamerikanischen Flora. Arkiv för Botanik. Bd. I, 1903, S. 389.

3) Annales du jardin de Buitenzorg. vol. X, 1891.

4) Vergl. K. Gehrmann in Ber. d. d. bot. Ges. 1911, S. 308—318.

b) Begründung der Formtypen.

Zu den Erörterungen über die Formgestaltung der ornithophilen Blüten gehört schließlich eine kurze Begründung der vorn für die Anordnung der Einzelbeispiele zugrunde gelegten Formtypen. Die von hervorragenden Blütenbiologen stark angefeindete Typenklassifikation Delpinos habe ich vor 15 Jahren in meiner Arbeit über Ostafrikanische Nektarinienblumen für die ornithophilen Blumenformen weiter auszubauen versucht. Es war zunächst ein zaghafter Versuch, auf den ich zurückkam, als es mir vergönnt war, meine Studien über Ornithophilie durch Untersuchungen und Beobachtungen in der kapländischen und ostaustralischen Flora wesentlich zu erweitern. Umfangreiche Literaturstudien, die durch die inzwischen erschienenen exotischen Bände des bekannten Knuthschen Handbuches sehr erleichtert wurden, und ergänzende Beobachtungen in Botanischen Gärten sowie Herbarstudien ließen mich von wesentlich breiterer Basis aus schließlich den Versuch einer Klassifikation möglichst aller ornithophilen Blütenkonstruktionen wagen.

Je länger mich die Frage beschäftigte, um so mehr überzeugte ich mich, daß der den Delpinoschen blütenbiologischen Typen gemachte Vorwurf der Unnatürlichkeit und Willkürlichkeit ungerechtfertigt ist, und daß es durchaus möglich und für die blütenbiologische Erkenntnis außerordentlich förderlich ist, die »fast unendliche Mannigfaltigkeit der Blumenformen« in eine Anzahl umgrenzter Grundformen einzufügen. Für die ornithophilen Formen ergab sich schließlich für mich die überraschend geringe Zahl von nur acht verschiedenen Konstruktionstypen, in die sich alle mir bekannt gewordenen, sicher als Anpassung an honigsaugende Vögel zu betrachtenden Blumeneinrichtungen ohne Zwang einfügen lassen. Es ist durchaus möglich, daß noch irgendwo auf der Erde ein ornithophiler Typus existiert, der mir bisher entgangen oder der überhaupt noch nicht bekannt und beschrieben ist. Aber soviel wage ich nach meinen umfangreichen Studien heute schon mit Bestimmtheit zu behaupten, daß die Gesamtzahl ornithophiler Blumenkategorien sich nicht über zehn erheben wird. Wenn man die Bestäubungseinrichtungen streng als mechanische Apparate ansieht mit dem »Zweck« der Pollenübertragung auf eine andere Blüte und nicht zu sehr an der — oft von nebensächlichem Beiwerk stark mit beeinflußten — Gesamtgestalt haftet, so wird man bald erkennen, daß dieselben Einrichtungen in den verschiedensten natürlichen Verwandtschaftsgruppen immer wiederkehren, und daß die »fast unendliche Mannigfaltigkeit der Blumenformen« wesentlich durch eine, aus der Familienverwandtschaft der Einzelformen heraus verständliche, Maskierung des nackten Mechanismus zustande kommt. Ein volles Verständnis für die hier angedeuteten Verhältnisse wird wesentlich dazu beitragen, blütenbiologische Kenntnisse auch in weitere Kreise der Botaniker zu tragen, denen die Ökologie der Pollen-

übertragung bisher durch die Überfülle der Einzelerscheinungen eine nicht leicht zu bewältigende Materie erschien. Nicht zum wenigsten wird unser wesentlich auf den Bau der Blüten fundiertes »Natürliches« System der höheren Pflanzen von einem tieferen Verständnisse der Funktion aller Blütenteile Gewinn ziehen.

Um den angedeuteten Variationen gerecht zu werden, habe ich, wo es nötig schien, innerhalb des Typus noch zwei oder mehrere Formen unterschieden. Diese wurden mit dem Namen einer Gattung belegt, in welcher die Form in besonders charakteristischer Weise zum Ausdruck gelangt schien, wobei ich mich oft von den alten Delpinoschen Bezeichnungen leiten ließ. Durch die Wahl eines Gattungsnamens wollte ich auch zum Ausdruck bringen, daß die Variationen innerhalb eines Typus eben wie gesagt vielfach aus der natürlichen Verwandtschaft heraus verständlich werden. Im übrigen wird man finden, daß die verschiedenen Formen unmerklich ineinander übergehen. Und zwar wird sich dies zweifellos um so mehr herausstellen, je mehr ornithophile Einzelformen wir im Laufe der Zeit noch kennen lernen werden.

Bei den Haupttypen selbst habe ich im absichtlichen Gegensatz zu den (Unter-) Formen Pflanzennamen als Bezeichnungen ganz vermieden. Dies soll nicht nur der sofortigen Unterscheidung von den Unterabteilungen dienen, sondern soll vor allem nach Möglichkeit gleich eine Vorstellung von der Art und Wirkung des durch den Typus repräsentierten Mechanismus geben. Nicht etwa popularisierender Tendenzen wegen — die der wissenschaftlichen Blütenbiologie nachgerade genug geschadet haben — sind also die Typen durch Werkzeuge und Gegenstände benannt worden, die jedem Menschen geläufig sind. Die Namen, die übrigens fast sämtlich schon in der rein systematischen Morphologie gang und gäbe waren, mögen nicht Jedem geschmackvoll und charakteristisch genug erscheinen, doch bin ich für Vorschläge zu Verbesserungen jederzeit dankbar.

Nun kurz noch einige Worte zu den einzelnen Typen. Der Hauptunterschied zwischen den einzelnen Apparat-Typen liegt in der Art und Weise der Sicherung der Pollenaufladung auf den Besucher. Denn daß ein Blütenbesucher jederzeit genügend mit Pollen behaftet ist, um im Falle seiner Berührung mit einer Blütennarbe jedesmal auch (artgleichen) Blütenstaub an diese abgeben zu können, ist das wichtigste Moment für die Sicherung der Kreuzbestäubung der betreffenden Pflanze.

Bei dem ersten Typus: Bürstenblumen ist diese Bedingung, allerdings unter enormer Materialverschwendung, denkbar restlos erfüllt. Denn wie der Besucher, um Honig zu naschen, sich auch dem Apparate nähern mag, die ganze Außenfläche ist von pollenabgebenden Antheren (bzw. — bei *Banksia* usw. — Griffelköpfen) gebildet, denen er sich nicht entziehen kann. Daß die Fäden dieser Antheren (bzw. — bei *Banksia* usw. — die Griffel) in ihrer großen Zahl im wesentlichen zugleich den Schauapparat

bilden, ist das, was zu einer kurzen Gesamtcharakteristik dieses Typus hinzuzufügen wäre. Daß der Apparat in seiner einfachsten Form als Pinselbürste auch bei Insektenblütlern vorkommt, soll nicht bestritten werden. Die kleinblütigen *Eucalyptus*-Arten und *Jambosa caryophyllus* geben Beispiele dafür. Solche entomophile Pinsel unterscheiden sich abgesehen von der unscheinbareren Färbung durch geringere Größe von den entsprechenden Vogelblumen. In seiner extremen Ausbildung, vor allem in der eigenartigen bei *Callistemon* und *Banksia*, stellt der Typus jedoch eine rein ornithophile Erscheinung dar.

Der zweite Typus: Körbchenblumen schließt sich dem vorigen nahe an, doch übernimmt die Körbchenhülle neben ihrer Wirkung als Schauapparat den seitlichen Schutz des Honigs, sodaß die Pollen abgebende Oberfläche des Apparates stark verkleinert werden kann.

Die Apparate des dritten und vierten Typus: Becherblumen und Glockenblumen umschließen — wie die Namen auch andeuten — einen (nicht dicht von den Geschlechtsorganen erfüllten) Hohlraum, der einen mehr oder weniger großen Teil des Vorderkörpers der Besucher aufnimmt. Die »Pollenzone« ist von geringerer Ausdehnung als bei den vorigen Typen. Bei der Becherblume bildet sie einen Kranz um den Blüteneingang, mit dem der Besucher, wie er auch sich nähern mag, in Berührung geraten muß, bei der Glockenblume (als Klöppel) einen zentralen Kegel. Hier ist, wie wir sahen, durch Verteilung des Nektars auf eine Reihe von Zugängen um die Basis des Kegels auch bei der geringen Ausdehnung der pollenliefernden Oberfläche die Abgabe des Blütenstaubes gesichert.

Gleichgültig ist es bei beiden Typen, ob der Apparat mit der Öffnung nach unten hängt, aufrecht steht oder irgend eine andere Orientierung zeigt, ob also sich der Besucher von oben, von unten oder von der Seite nähern muß. Die Auslösung des Mechanismus ist im einen wie im andern Falle gleicherweise gesichert. Weitere Variationen kommen, namentlich beim Becherblumen-Typus durch vorhandene oder fehlende Ausbreitung der Kronblätter zustande (die aber von den Antheren nicht mitgemacht wird). Da selbst ornithophile Arten derselben Gattung solche Unterschiede zeigen — z. B. *Doryanthes excelsa* mit tellerförmig ausgebreiteten, *D. Palmeri* mit glockig zusammengeneigten Kronblättern —, so schien es untunlich, danach verschiedene Formen innerhalb des Gesamttypus zu unterscheiden.

Außer durch Größe und ornithophile Färbung unterscheiden sich die Blumen dieser beiden Typen wenig von entsprechenden entomophilen Formen.

Bei den Röhrenblumen ist der Eingang in den Honig bergenden Apparat so eng, daß die Anordnung und Verteilung der pollenabgebenden Organe ganz gleichgültig ist. Der Besucher muß unter allen Umständen mit ihnen in Berührung kommen, ganz gleich ob sie in der Röhre eingeschlossen sind, im Röhreneingange oder vor demselben sich befinden.

Die Röhrenblume scheint die einfachste und günstigste Lösung des

Problems zu sein, Blütenbesuchern mit längerem Saugorgan den Genuß des Honigs auf dem Wege der Pollenaufnahme zu gewähren. In der Tat ist auch die Zahl der ornithophilen Röhrenblumen größer als die eines anderen Typus. Die Röhrenform weicht aber so stark von der mutmaßlichen Grundform der Angiospermenblüte ab, daß wohl erst auf großen phyllogenetischen Umwegen der Typus hat sich herausbilden können. In dieser Beziehung ist es interessant zu sehen, wie ganz offenbar aus verschiedenen der anderen ornithophilen Blumentypen heraus sich Röhrenblumen entwickelt haben. Hierfür einige Beispiele: In der Malvaceengattug *Malvaviscus* (z. B. *M. arboreus* Cav.) sehen wir durch enge Drehung der Kronblätter aus der Glocke von *Abutilon* und *Hibiscus* eine Röhre geworden. Durch Verlängerung des unteren röhrigen Teiles der Rachenblumen der *Kigelia*-Form und Reduktion der Saumteile werden Röhrenblumen gebildet; so sind die Beziehungen der röhrenförmigen *Tecomaria capensis* zur Rachenblume *Kigelia*, der röhrigen *Salvia splendens* zur rachenförmigen *Salvia aurea*. Durch Verlängerung des honighaltenden unpaaren inneren Hüllblattes der *Musa*-Blüte entsteht eine Röhrenblüte, wie sie bei der Untergattung *Rhodochlamys*, z. B. *Musa* (Rh.) *rosacea* Jacq. vorkommt. Gewisse *Erythrina*-Arten sind dadurch röhrenförmig geworden, daß die »Fahne« säbelscheidenartig die Geschlechtsorgane und die anderen Kronblätter umfaßt; *E. Blakei* (*E. Camdenii*) Hybrid. sah ich in dieser Form im Botanischen Garten in Melbourn von *Meliornis* sp. besucht.

Die Unterschiede der insektenblütigen Röhrenblumen von den ornithophilen wurden schon erwähnt. Röhrenförmige Bienenblumen sind kürzer, Falterblumen oft länger, meist aber weit enger, entsprechend dem dünnen Rüssel dieser Tiere. Die entomophilen Röhrenblumen zeichnen sich fast durchweg durch deutliche Saumbildung vor den ornithophilen aus. Eine scheinbare Ausnahme bilden die *Fuchsia*-Blüten der gewöhnlichen Form (z. B. *F. globosa*), indem hier das röhrenförmige Receptaculum von dem corollinisch ausgebildeten Kelchstrahl gesäumt wird. Tatsächlich wird aber der Saum der Blütenröhre von den zusammengedrehten Kronblättern gebildet, und die Kelchblätter haben etwa die Rolle wie die gefärbten Brakteen bei gewissen ornithophilen Bromeliaceen mit nicht gestauchten Blütenständen. *Fuchsia*-Blüten vom Typus der *Fuchsia fulgens* schließen sich durch Reduktion der Kelch- und Kronblätter unmittelbar den anderen ornithophilen Röhrenblüten an[1]).

1) An *Fuchsia*-Arten wurde Vobgelbesuch beobachtet auf Neuseeland (durch Potts und Thomson[1])), im Feuerland (durch Kapitain King[2])), in Chile (durch Johow und Neger[3])), in Ecuador (durch v. Lagerheim[4])) und in Nordamerika (durch Trelease und Beal[5])).

[1) Trans. New Zeal. Instit. Vol. III. 1870, S. 72.

2) Nach Gould. Introd. to Trochil. S. 5.

3) Zur Bestäubung chilenischer Blüten, II. S. 29; Biologie der Pflanzen, S. 652/53.

4) Über die Bestäubung von von *Brachyotum ledifolium*, S. 114.

5) Amer. Nat. XIII. 1880, S. 126 und XIV. 1880, S. 362.]

Beim Explosionsblumen-Typus zeigt nur der Abstand der Narbe vom honighaltigen Blütengrunde Beziehungen zu den Größenverhältnissen der Bestäuber. Die Pollenaufladung wird einzig und allein durch das Herumschleudern (Explosion) des Pollens im Augenblick des Besuches sichergestellt. Bei solcher Auffassung und Umgrenzung dieses Typus müssen Formen wie *Ravenala*, die ich früher auch dazu rechnen zu müssen glaubte, ausscheiden. *Ravenala madagascarensis* ist nur eine weniger vollkommene Vorstufe des Apparates von *Strelitzia*; die Ausstreuung eines Teiles des Pollens ist für die Wirkung des Blütenmechanismus gleichgültig, vielleicht sogar nachteilig! Ähnlich müssen wir auch die von GEHRMANN[1]) beschriebene Pollenexplosion bei *Bruguiera eriopetala* beurteilen; sie kann nur als Nebenmechanismus innerhalb des Gesamtblütenapparates angesehen werden, denn auch bei Fehlen dieser Streueinrichtung ist die Anordnung der Antheren in der *Bruguiera*-Blüte eine solche, daß ihre Berührung durch einen besuchenden Vogel unbedingt eintreten muß. Ganz anders bei *Loranthus Dregei* und anderen, wo (man vergleiche die Erläuterung des Apparates weiter vorn) eine Berührung des Vogels mit den Antheren in der Blüte ganz und gar unmöglich ist. Als ziemlich nebensächlicher Mechanismus erscheint auch die explosionsartige Pollenausstreuung der *Erica*-Arten und die »Blasebalgeinrichtung« von *Brachyotum ledifolium*. Sie fehlen bei anderen ornithophilen Röhrenblumen, ohne daß die Gesamtkonstruktion darum weniger prompt funktioniert.

Auch bezüglich der ornithophilen Arten der großen Gattung *Loranthus* muß ich den Explosionsblumen-Typus einschränken. Meine früher (Blütenbiologische Fragmente, S. 247) geäußerte Ansicht, daß viele Arten verschieden vollkommene Stufen in der Entwicklung zum vollendeten Explosionsapparat von *Loranthus Dregei* und *L. Ehlersii* darstellen, muß ich nach meinen jetzigen Kenntnissen der ornithophilen Blütenapparate in dem damals gemeintem Umfange fallen lassen. Es handelt sich bei den gedachten Formen zum Teil wohl um einfache Röhrenblüten; auch Rachenblumen vom Typus der *Grevillea* und *Musa* kommen vor, z. B. *Loranthus undulatus* C. A. Mey. var. *sagittifolius* Engl.[2]).

Über die beiden zygomorphen ornithophilen Blumentypen, die Rachenblumen und Fahnenblumen, wurde im Abschnitt über die allgemeinen Formeigentümlichkeiten der Vogelblumen schon manches gesagt. Die Verkümmerung und im extremen Falle (*Musa*-Form) das Fehlen der Unterlippe bei den Rachenblumen, der sackartige Honigbehälter bei denselben, das Fehlen der die Geschlechtsorgane umschließenden Carina bei Papilionaten der *Erythrina*-Form, ihre herabhängende Lage bei der *Clianthus*-Form sind markante Eigentümlichkeiten dieser ornithophilen Blumen gegen-

1) Ber. d. D. Bot. Ges. 1911, S. 308—318.

2) Vergl. die Abbildung in der Pflanzenwelt Ostafrikas. Teil C, Taf. 18.

über sonst ähnlichen entomophilen Blüteneinrichtungen. Die Pollenaufladung wird durch die hälftig-symmetrische Gestalt, die dem Vorgehen der Blütenbesucher eine bestimmtere Richtung aufzwingt, auch bei beschränkter Ausdehnung der Pollenzone ziemlich sicher gestellt. Daneben ist häufig durch eine reihenweise oder wirtelige Anordnung der Blüten (*Musa*, *Grevillea*, *Leonotis* u. a.) ein Angehen der Blüten von der Seite erschwert oder verhindert. Die beiden Typen unterscheiden sich dadurch voneinander, daß im einen Falle (Rachenblume) der Besucher von oben, im anderen (Fahnenblume) aber auf seiner Unterseite mit Pollen beladen wird.

2. Die Beschaffenheit des Pollens der Vogelblumen.

Prinzipielle Unterschiede in der Beschaffenheit des Pollens der Vogelblumen gegenüber den Insektenblumen sind nicht bekannt und sind auch nach Lage der Dinge gar nicht zu erwarten. Daß ornithophile Blüten mit Streueinrichtungen (*Erica* z. B.) oder Fegemechanismus (*Clianthus* z. B.) lockeren, leicht beweglichen Pollen haben, wiederholt sich bei entomophilen Formen. Die auffällige, dreiflügelige Gestalt des Pollens der *Loranthus*- und *Phrygilanthus*-Arten muß uns als eine extreme Anpassungsform nach dieser Richtung restlos verständlich erscheinen, und der Gedanke, daß hier Beziehungen zur Anemophilie vorliegen könnten, ist unbedingt zurückzuweisen [1]). Pollenschutzeinrichtungen zeigen ebenfalls bei Ornithophilen keine Besonderheiten.

3. Beschaffenheit und Menge des Honigs ornithophiler Blüten, Honigbergung.

Sehr dünnflüssige sowie schleimige Beschaffenheit des Nektars sind eine auffällige Erscheinung vieler Vogelblumen. So fand Johow einen sehr dünnflüssigen, zuckerarmen Saft bei der Bromeliacee *Puya chilensis*. Ich selbst bemerkte schon früher (Blütenbiolog. Fragmente) die schleimige Beschaffenheit des Nektars bei *Musa*, *Ravenala* und *Aloë*.

Allgemein wird die große, oft enorme Honigmenge hervorgehoben, die viele Vogelblumen produzieren, und die im Verhältnis steht zu dem Nahrungsbedürfnis der größten aller Blumenbesucher. So sondern die Blüten der eben erwähnten *Puya chilensis* am Morgen je $^1/_2$ bis $^3/_4$ g Zuckersaft ab, so daß man leicht $^1/_4$ l und mehr aus einem Blütenstand gewinnen kann. Aus der (noch nicht angesogenen) *Kigelia*-Blüte fließt bei leichtem Neigen der Honig heraus. Die riesigen Becherblüten der australischen *Dorianthes excelsa* führen je fast ein Likörgläschen voll Honig, und der ganze, 1 Fuß im Durchmesser haltende Blütenstand schüttet beim Umkehren eine wahre Traufe von Nektar aus. Wie Delpino hervorhebt, wird bei *Protea mellifera* der Honig in derartiger Menge produziert, daß er

1) Vergl. Schnarf a. a. O. S. 9 und Reiche in Flora. XCIII, 1904, S. 271 ff.

als menschliches Nahrungsmittel gesammelt werden kann, und bei *Telopea speciosissima* ist seine Menge so reichlich, daß er von den Eingeborenen von Neu-Süd-Wales als Nahrung benutzt wird. Das letztere gilt auch für die großen *Banksia*-Bürsten; wenn man eine solche mit der Hand umfaßt, quillt der Honig in Menge zwischen den Fingern hervor.

K. Schnarf sagt (a. a. O. S. 11), daß man den Eindruck gewinnt, »daß Honigreichtum geradezu das auffallendste ornithophile Merkmal ist«. Es ist dies besonders deswegen wichtig hervorzuheben, weil immer und immer wieder die Vorstellung auftaucht, daß die Vögel nur der darin vorhandenen kleinen Insekten wegen die Blüten aufsuchen. Einer solchen Deutung ornithophiler Blütenformen widerspricht aber eben die Tatsache, daß sehr viele der von Vögeln bevorzugten Blumen soviel Honig absondern, daß kleine Insekten einfach darin ertrinken.

Zum anderen steht eine solche Ansicht auch im Widerspruch zu Einrichtungen, die der Honigbergung dienen und den in Betracht kommenden Insekten den Zugang zum Honig verwehren. Die Nektarbergung ist bei den ornithophilen Blumenformen ebenso verbreitet wie bei den entomophilen. Bei *Bruguiera gymnorhiza*, bei *Kigelia* und *Grevillea* z. B. ist der Saftraum durch Haarkränze abgeschlossen, bei *Hibiscus* und *Abutilon* liegt die Honigquelle so versteckt, daß sie nur von den intelligentesten Blumenbesuchern unter den Insekten aufgefunden wird; überdies werden bei *Hibiscus* unnütze kleine Gäste durch extranuptiale Nektarien von den Blüten selbst abgeleitet. In gleicher Weise wirkende extraflorale Nektarien finden sich auch bei *Spathodea campamulata* und *Fagraea imperialis* (Vergl. Winkler und Burck a. a. O.).

Bei den ornithophilen *Loranthus*-Arten ist von der Blumenröhre ein unterer nektarbergender Abschnitt durch eine starke Verengerung abgetrennt. Bei den Blumen meines ersten Typus bilden die stark zusammengedrängten Staubfäden ein dichtes Palissadenwerk, durch welches Insekten vom Honig zurückgehalten werden. Bei *Barringtonia racemosa* ist es in dieser Richtung sogar zu einer Arbeitsteilung zwischen den Staubgefäßen gekommen, von denen die inneren steril sind und, sich über der Blütenmitte zusammenneigend, nur dem Schutze des Honigzugangs dienen.

Recht häufig ist bei ornithophilen Formen der Blüteneingang selbst so eng, daß er erst durch die Kraft des Vogelschnabels erweitert werden muß, schwachen Insekten also überhaupt keinen Zutritt gestattet, wie bei *Brachyotum ledifolium* (Lagerheim a. a. O.), *Malvaviscus arboreus* u. a. Eine Steigerung dieser Verhältnisse finden wir bei den von Ule (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1896, S. 407 ff. und 1898, S. 356 ff.), als kleistopetal bezeichneten ornithophilen Bromeliaceen-Arten (*Nidularium longiflorum*, *Quesnelia arvensis*, *Aechmea aureo-rosea*, *Bilbergia pyramidalis* u. a.). Die Honigbergung hat bei diesen durch extraflorale Schauapparate ausgezeich-

neten Formen zum vollen Verschluß der Blütenkrone geführt, die jedoch durch einen kräftigen Kolibrischnabel zu öffnen ist.

Auch die auffallend kurze Blütezeit mancher Vogelblumen spricht wenig zugunsten der Ansicht, daß diese Blüten kleiner Insekten wegen aufgesucht werden. So öffnen sich nach meinen Beobachtungen die Blüten der *Kigelia aethiopica* früh morgens mit oder kurz vor Sonnenaufgang, um schon nach wenigen Stunden abzufallen; und gerade in der ersten Morgenstunde, wenn vom Insektenleben noch kaum etwas zu merken ist, werden sie eifrig von Nektarinien besucht.

Die auffallend offene Lage des Honigs bei manchen ornithophilen Blüteneinrichtungen (Fruchtblüte von *Musa paradisiaca*, Blüte von *Melianthus*, von *Antholyza*) findet sich bei ähnlich hochgradigen Anpassungsformen nach meinen Erfahrungen gelegentlich selbst bei sphingophilen Blüten, bei denen wir doch sonst die allertiefste und sicherste Honigbergung erwarten; sie ist daher nichts weniger als ein allgemein-ornithophiles Merkmal.

4. Färbung und Ausbildung des Schauapparates der Vogelblumen.

Oft ist auf die auffallende, meist lebhaft rote Färbung ornithophiler Blumen hingewiesen worden. In der Tat liefert eine große Zahl der bekanntesten Vogelblumen eine Bestätigung solcher Angaben. In scharlach-, purpur- oder mehr oder weniger braun- bis orangeroten Farbentönen prangen die Blüten von *Callistemon*, *Fuchsia*, *Abutilon*, *Aloë*, *Kniphofia*, *Amaryllis*, *Erica*, *Leonotis*, *Erythrina* und vielen anderen. Das ausgesprochene Vorwalten roter Farben, von sattorangerot über scharlach, zinnober und karmin bis purpur mit Überwiegen der (unter allen anderen Blumenanpassungen so sehr seltenen) hervorragend leuchtenden Scharlachfarbe ist ein auffallendes Charakteristikum der Ornithophilie.

Scott Elliot hebt hervor, daß eine eigentümliche rote Farbennuance auf der Brust von einigen Cinnyariden auftritt, die sich genau bei der Mehrzahl der ornithophilen Blumen Südafrikas wiederfindet. Diese sonst nicht gebräuchliche Blumenfarbe wird von Labiaten, *Aloë*-Arten, Iridaceen und Leguminosen angenommen, wenn sie ornithophil werden. Auch Volkens erkennt als Grundfarbe ornithophiler Anpassungen ein leuchtendes Rot. Ebenso erblicken amerikanische Forscher wie Trelease und Merritt in der grellroten Blütenfarbe eines der sichersten Merkmale der Ornithophilie.

Andern Forschern dagegen erscheint die Deutung der schreiend roten Färbung als ornithophil noch unsicher. So sagt Johow, daß brennendrote Blütenfärbung unter den von ihm als ornithophil erkannten Pflanzen keineswegs allgemein sei. Ähnlich macht Lagerheim auf die häufigen Fälle andersfarbiger ornithophiler Blumen aufmerksam. Fries stellte sogar unter den von ihm im argentinisch-bolivianischen Grenzgebiet untersuchten, nach seiner Deutung ornithophilen Blumen nur 28 % mit roter Farbe fest.

Insofern die Angaben der letztgenannten Forscher nur die absolute Allgemeinheit der roten Farbe bei Ornithophilen in Zweifel ziehen, kann man ihnen recht geben. Daß der Prozentsatz der roten Blumen unter den ornithophilen Konstruktionen aber ganz bedeutend größer ist, als Fries zu glauben scheint, wird um so mehr sich herausstellen, je größer die Zahl der überhaupt untersuchten Vogelblumen sein wird. Einstweilen sei auf die weiter unten (S. 359 ff.) folgende Liste verwiesen. Es herrscht eben zur Zeit noch so bitterwenig Klarheit darüber, wie eigentlich eine ornithophile Blütenanpassung zu umgrenzen ist.

Zusammenfassend sagt Schnarf (a. a. O. S. 6) mit Recht, »daß die ‚leuchtenden' Blütenfarben gewiß nicht bei allen ornithophilen Pflanzen vorkommen, aber im allgemeinen sind sie wohl sicher als charakteristisches Merkmal zu betrachten. Nicht nur, daß in solchen Familien, wo Vogelbestäubung häufig ist, auch diese Farben häufig auftreten, vielfach finden wir auch innerhalb der Gattungen neben typisch gefärbten vogelblütigen anders gefärbte insektenblütige Arten; die Gattungen *Salvia*, *Pentstemon*, *Castilleja*, *Aquilegia*, *Impatiens*, *Lobelia*, *Aloë* sind da ganz überzeugende Beispiele, die zur Ansicht drängen, daß bei ihnen ornithophile Lebensweise zur Ausbildung ganz bestimmter Blütenfarben geführt hat«.

Alle anderen Farben treten neben den roten weit zurück. An orangerot schließt sich das reine Gelb an, das unter Umständen auch eine große Leuchtkraft haben kann. *Abutilon*- und *Hibiscus*-Arten, *Banksia* und *Leucospermum*, *Sanchezia* und *Manettia* zeigen uns u. a. gelbe Blüten. Im ganzen tritt aber das reine Gelb auch gegenüber dem Orange schon stark zurück.

Eine zweite charakteristische Eigenart ornithophiler Blumenkonstruktionen ist die merkwürdige Kombination mehrerer Farben, die zwar vergleichbar den Saftmalfärbungen entomophiler Blüten, doch nicht wie diese in sanfter Abtönung der Hauptfarbe eingefügt erscheinen, sondern fast stets eine scharfe Kontrastwirkung hervorrufen.

Bei Röhrenblumen kommt es häufig vor, daß das der Mündung nächste Röhrenstück weißlich oder gelblich gefärbt ist, während die ganze übrige Blüte lebhaft rot ist. Dies wiederholt sich in den verschiedensten Familien in ganz gleicher Weise, z. B. bei *Blandfordia nobilis* (*Liliaceae*), *Correa speciosa* (*Rutaceae*) und *Epacris longiflora* (*Epacridaceae*). Die roten Blütenröhren der ornithophilen *Loranthus*-Arten sind nicht selten durch eine gelbe oder grüne Spitze oder eine derart gefärbte Binde, die sich in bestimmter Höhe um die Kronröhre zieht, geschmückt. Bei ornithophilen Bromeliaceen kommen Blütenröhren vor, die halb rot halb tiefblau gefärbt sind. Die blaue oder tiefblauviolette (ganz rein blaue Töne kommen ja in der Blumenwelt überhaupt kaum vor), oft fast schwarze Farbe spielt überhaupt als zweite, einer Hauptfärbung untergeordnete Farbe — sagen wir einmal Saftmalfarbe — bei den ornithophilen Anpassungen

eine gewisse Rolle. Das bekannteste hierher gehörige Beispiel ist wohl *Strelitzia reginae*, bei der die beiden zu einer Staubgefäßscheide verwachsenen inneren Kronblätter schön blau gefärbt sind, während die übrige Blüte leuchtend orangerot ist. Auch bei *Fuchsia*-Arten findet sich bekanntlich mit der Hauptfarbe (meist Rot) ein charakteristisches tiefes Violettblau häufig kombiniert. Auch bei *Clianthus Dampieri* (S. 340) bildet das »schwarze« Saftmal eine auffallende Erscheinung.

Nach meinen persönlichen Erfahrungen hatte ich den Eindruck gewonnen, daß die blauen Farbentöne ausschließlich als Nebenfärbung »als Steigerung der Farbenwirkung« bei ornithophilen Anpassungen vorkämen. In der unten folgende Liste, in der nur die Hauptfarben angegeben sind, finden sich aber auch vier blaue bzw. violette Arten verzeichnet. Es ist dabei jedenfalls auffallend, daß diese sämtlich nur zwei einander nahestehenden Familien (*Convolvulaceae* und *Solanaceae*) angehören.

Den noch zu besprechenden Rest der Farben ornithophiler Blüten bilden weiße und unscheinbare weißliche (milch- oder elfenbeinfarbene bzw. gelblichweiße), grünlichweiße oder grünlichgelbe Töne. Von so gefärbten Blüten entfallen einige, vor allem reinweiße, zweifellos auf Doppelanpassungen an Nektarinien und Nachtfalter (Sphingiden) und sind dann meist mit lebhaftem Geruch der Blumen verbunden. Näheres wird darüber noch im folgenden Abschnitt gesagt werden.

In den übrigen Fällen ist diese bleiche Färbung wohl als primitive, unvollkommene Blumenfarbe anzusprechen. Dies mag durch einige Beispiele verständlich werden. Bei *Ravenala madagascariensis* finden wir die eigentümliche gelbweiße (cremegelbe) Färbung der ganzen Blüte. Eine solche, im wesentlichen durch einfaches Verbleichen der ursprünglich grünen Organe zustande kommende Färbung ist ohne Zweifel die älteste Blumenfarbe überhaupt; sie findet sich namentlich bei Blumeneinrichtungen erhalten, die in keiner Weise eine nach einer bestimmten Richtung weisende Differenzierung verraten, und zu regelmäßiger Pollenübertragung grade der primitivsten, am wenigsten intelligenten Blumeninsekten bedürfen (viele Pandanaceen, Araceen usw.). Bei *Ravenala* ist dies ohne weiteres einleuchtend, denn nicht nur tragen die riesigen Blüten dieser Pflanze, die durch die langen zugespitzten Kronblätter einem gebleichten Blattsprosse vom monokotylen Typus durchaus ähnlich sehen, unverkennbar ein primitives Gepräge zur Schau, sondern wir haben in *Strelitzia reginae* auch die in gleicher oder fast gleicher Richtung weiter fortgeschrittene Form vor uns, die nun in der Tat auch in der Färbung den Anforderungen, die wir an Vogelblumen stellen, gerecht wird. Die zwischen beiden genannten stehende *Strelitzia augusta* hat zwar schon die vollkommenere Blütenrichtung der *St. reginae* erlangt, die bunte Färbung tritt aber bei ihr erst in minimalen Spuren auf.

Auch bei der bleichfarbenen *Ceiba pentandra* kann man kaum im

Zweifel sein, daß ihre Blüten ebenso wie die vieler anderer Bombacaceen einen ziemlich alten Typus darstellen. Daß bei ihnen die weißliche Färbung nicht als Anpassung an einen bestimmten Besucherkreis gelten kann, geht schon daraus hervor, daß die Blüten der verwandten *Adansonia digitata*, die honiglos sind, aber durch ihre nach hunderten zählende Menge von Staubgefäßen zahlreiche pollensammelnde Insekten anlocken, die gleiche Farbe zeigen. Bei anderen ornithophilen Bombacaceen (*Bombax buonopozense*, *Adansonia madagascariensis* usw.) ist denn auch durch rote Färbung von Staubfäden und Griffel bereits ein bunter Schauapparat zustande gekommen. Ähnlich zeigt z. B. auch die Röhrenblüte der *Styphelia tubiflora* eine ornithophile Rotfärbung, während ihre sonst ganz ähnlich gestaltete Gattungsschwester *St. longifolia* eine bleiche, grünlichweiße Röhre aufweist.

Schwache oder mangelnde »Ausfärbung« der Blüten findet sich bei ornithophilen häufig auch dann, wenn der Schauapparat von Hochblättern übernommen wird, wie z. B. bei Bromeliaceen, bei *Musa* und *Heliconia*.

Eine weitere auffallende Eigentümlichkeit innerhalb des Schauapparates der ornithophilen Blumenformen ist nämlich das auch bei insektenblütigen Pflanzen auftretende, aber da doch nicht so hochgradig gesteigerte, häufige Vorkommen extrafloraler Schauwirkungen.

Wie manche Formeigentümlichkeiten der Vogelblumen (Ausbildung von Sitzplätzen außerhalb der Blüte u. a) dürfen wir auch die häufigen Färbungen von Hochblättern usw. wohl zu der Größe der blütenbesuchenden Vögel in Beziehung bringen, die gewissermaßen über die Blüte selbst hinauswachsen. Allgemein verbreitet sind gefärbte Hochblätter z. B. bei den ornithophilen Bromeliaceen; selbst gewöhnliche Blätter beteiligen sich hier des öfteren am Schauapparat. Bei *Musa* und *Heliconia* sind rot gefärbte Brakteen z. T. das Wesentlichste des Schauapparates. Dasselbe gilt für ornithophile Zingiberaceen (*Elettaria*). Unter den Proteaceen sind *Protea mellifera* und *Telopea speciosissima* durch rote Hochblätter ausgezeichnet. Bei *Phrygilanthus aphyllus* ist nach Reiche die ganze Pflanze zu einem wirksamen Schauapparat geworden. Auch bei den Caesalpiniaceen *Amherstia nobilis* und *Brownea*-Arten beteiligen sich Hochblätter am Schauapparat. Letzterer wird bei *Darwinia macrostegia* (*Myrtaceae*) allein von den den Blütenstand umschließenden Brakteen gebildet.

Anschließend sei hier auch auf das die Wirkung des Schauapparates gewaltig steigernde Blühen vor der Belaubung aufmerksam gemacht, wie es namentlich bei ornothophilen Leguminosen so auffallend hervortritt. Ein blühender *Erythrina*- oder *Poinciana*-Baum gleicht einem riesigen Blumenstrauß.

Im folgenden ist nun, nach natürlichen Familien geordnet, eine Zusammenstellung ornithophiler Pflanzenarten mit Angabe der (Haupt-) Farbe des Schauapparates gegeben. Dem Zweck der Sache entsprechend wurden

zweifelhaft scheinende Formen natürlich weggelassen, da diese uns ja nichts beweisen können. Es sind im wesentlichen dieselben Arten, die im Text dieser Arbeit gelegentlich oder eingehender genannt und behandelt sind; doch wurde die Liste noch durch eine Reihe weiterer, zweifellos ornithophil erscheinender Formen ergänzt, die, soweit sie nicht unveröffentlichten Aufzeichnungen des Verfassers entstammen, der in dieser Arbeit angegebenen Literatur entnommen sind.

Liste ornithophiler Pflanzen mit Angabe der Hauptfarbe des Schauapparates.

Bromeliaceae:
- *Puya chilensis*, grünlichgelb
- *Quesnelia arvensis*, rot
- *Bilbergia Liboniana*, rot
- *B. Perringiana*, rot
- *Canistrum aurantiacum*, rot
- *Aechmea Ortgiesii*, rot
- *Nidularium longiflorum*, rot.

Liliaceae:
- *Phormium tenax*, gelblichrot
- *Kniphofia*, rot
- *Aloë Volkensii* } rot
- *A. lateritia* } rot
- *A. ferox* } rot
- *A.* spec. (Werth) } rot
- *Blandfordia nobilis*, rot
- *Lapageria rosea*, rot
- *Philesia buxifolia*, rot.

Amaryllidaceae:
- *Haemanthus cinnabarinus*, rot
- *Clivia nobilis*, rot
- *Sprekelia formosissima*, rot.

Iridaceae:
- *Antholyza aethiopica*, rot
- *Watsonia Meriana*, rot.

Musaceae:
- *Ravenala madagascariensis*, weißlich
- *Strelitzia augusta*, weißlich
- *St. reginae*, orangerot
- *Musa paradisiaca* } purpurrot
- *M. textilis* } purpurrot
- *M. ornata*, rot
- *Heliconia*, rot.

Zingiberaceae:

Elettaria speciosa, rot.

Cannaceae:

Canna indica, rot.

Proteaceae:

Protea mellifera, rot
P. kilimandscharica, gelblichweiß
Leucospermum conocarpum, gelb
Grevillea punicea, rot
G. Thelemanniana, rot
G. macrostylis, rot
Embothrium coccineum, rot
Telopea speciosissima, rot
Banksia serrata, gelb
B. marginata, grünlichgelb
B. ericifolia, orangerot
B. spinulosa, braungelb
Lambertia formosa, rot.

Loranthaceae:

Phrygilanthus aphyllus, rot
Ph. tetrandrus, rot
Loranthus Ehlersii, rot
L. laciniatus, rot
L. undulatus, rot
L. Dregei, rot
L. kraussianus, rot.

Ranunculaceae:

Delphinium cardinale } rot
D. nudicaule }
Aquilegia canadensis, rot
A. truncata, rot.

Capparidaceae:

Capparis Tweediana, gelblichweiß.

Crassulaceae:

Cotyledon orbiculata, rot
C. quitensis, rot
Rochea coccinea, rot.

Leguminosae:

Inga spec., rot
Calliandra Tweedii, rot
Amherstia nobilis, rot
Brownea capitella, rot
B. coccinea, rot

B. latifolia, rot
B. macrophylla, rot
Poinciana regia, rot
Caesalpinia pulcherrima, rot
Clianthus Dampieri, rot
C. puniceus, rot
Sutherlandia frutescens, rot
Kennedya rubicunda, rot
Erythrina indica, *E. caffra*, *E. frutescens*, *E. crista galli* } rot.

Rutaceae:
Correa speciosa, rot.

Melianthaceae:
Melianthus major, purpurn.

Malvaceae:
Abutilon striatum, gelb
A. Darwinii, orangerot
Malvastrum arboreum, rot
Hibiscus schizopetalus, rot
H. liliiflorus, rot
H. rosa sinensis, rot
H. tiliaceus, gelb
Thespesia populnea, gelb
Nototriche flabellata, rot.

Bombacaceae:
Bombax macrocarpum, gelblichweiß
B. buonopozense, rot
B. malabaricum, rot
Chorisia speciosa, rot
Ceiba pentandra, weißlich.

Cactaceae:
Epiphyllum truncatum, rot
Opuntia cylindrica, rot
Phyllocactus Ackermannii, rot.

Penaeaceae:
Sarcocolla squamosa, rot.

Lecythidaceae:
Barringtonia racemosa, rötlich.

Rhizophoraceae:
Bruguiera gymnorhiza, weiß.

Myrtaceae:

Jambosa vulgaris, weiß
Metrosideros lucida, rot
M. polymorpha, rot
M. pumila, rot
Eucalyptus globulus, weiß
E. Preissiana, rot
E. ficifolia, rot
Callistemon lanceolatus, rot
C. pinifolia, rot
C. spec., rot
Darwinia fascicularis, rot
D. macrostegia, rot.

Melastomaceae:

Brachyotum ledifolium, rotgelb.

Oenotheraceae:

Fuchsia excorticata, rot
F. macrostemma, rot.

Ericaceae:

Erica Plukenetii, *E. purpurea*, *E. fascicularis*, *E. mammosa*, *E. coccinea*, *E. tubiflora* } rot.

Epacridaceae:

Styphelia longifolia, grünlichweiß
St. tubiflora, rot
Epacris longiflora, rot.

Loganiaceae:

Fagraea imperialis, rot
Desfontainea spinosa, rot.

Convolvulaceae:

Quamoclit coccinea, rot
Ipomoea congesta, blau.

Labiatae:

Leonotis ovata, *L. Leonurus* } rot
Salvia aurea, rötlichgelb
S. splendens, *S. quitensis*, *S. gesneraefolia* } rot.

Solanaceae:
Jochroma macrocalyx, violett
J. pauciflorum, blauviolett
J. tubulosa, tiefblau
Nicotiana glauca, grünlichgelb
Datura sanguinea, gelbrot.

Scrophulariaceae:
Pentastemon barbatus, rot
P. Bridgesii, rot
Castilleja affinis } rot
C. coccinea }
Halleria lucida, rot.

Bignoniaceae:
Campsis radicans, orangerot
Tecomaria capensis, rot
Spathodea campanulata, orangescharlach
Kigelia aethiopica, rot
Tecoma Ipe, hellrot.

Gesneriaceae:
Mitraria coccinea, rot
Sarmienta repens, rot.

Acanthaceae:
Sanchezia nobilis, gelb
Anisacanthus caducifolius, rot
Diclyptera jujuyensis, rot.

Rubiaceae:
Manettia ignita, gelb.

Caprifoliaceae:
Lonicera sempervirens, rot.

Campanulaceae:
Siphocampylus spec., rot
S. microstoma, rot
Lobelia cardinalis, rot
L. salicifolia, rot.

Compositae:
Cnicothamnus Lorentzii, rot
Zinnia pauciflora, rot.

In vorstehender Liste sind 159 ornithophile Pflanzenarten enthalten. Davon haben rote Blüten bzw. Schauapparat (rot in der ganzen Ausdehnung von orangerot über scharlach, zinnober nach karmin und purpur gemeint) nicht weniger als **134**, das sind **84,2** %. Nächstdem kommen als

die zahlreichsten die rein weißen und weißlichen, d. h. bleichen (grünlichweißen, grünlichgelben, milch- oder elfenbeinfarbenen) Blütenapparate mit **13** Arten, gleich **8,1** %. Es folgen die gelben (einschl. braungelben) Schauapparate von 8 Arten, gleich **5,0** %, und endlich die blauen einschließlich violetten mit nur **4** Arten, das sind **2,5** %. Also:

rot	=	84,2 %
weißlich	=	8,1 %
gelb	=	5,0 %
blau	=	2,5 %
	Sa.	99,8 %

Nach dieser Zusammenstellung dürfte die Tatsache, daß die ornithophilen Blütenapparate ganz vorwiegend rote Färbungen zeigen, wohl endlich nicht mehr bezweifelt werden. Unter den entomophilen Einrichtungen finden wir nur bei den Schwärmerblumen ein ähnliches Überwiegen einer Farbe wieder, nämlich hier des Weiß, das als die in der Dämmerung und nachts am stärksten leuchtende Farbe von großer biologischer Bedeutung; seine Auswahl ist daher leicht verständlich. Der hohe Prozentsatz roter Blumen unter den ornithophilen Einrichtungen kann aber m. E. nur auf eine reine Farbenliebhaberei von seiten der Blütenvögel zurückgeführt werden. Denn das Vorkommen und der Besuch unscheinbar gefärbter Vogelblumen, wie *Ravenala*, *Ceiba pentandra* und *Styphelia longifolia*, wäre unverständlich, wollten wir annehmen, daß die blütenbesuchenden Vögel nur hochrote Farben erkennen können (siehe auch weiter unten in Abschnitt 6).

5. Fehlen des Duftes bei Vogelblumen.

Über den Duft der ornithophilen Blütenanpassungen läßt sich eigentlich nichts weiter sagen, als daß er fehlt. Bei der allgemeinen Größe und Farbenpracht der hier in Betracht kommenden Einrichtungen ist die Geruchlosigkeit eine sehr auffallende Erscheinung und ein markantes Charakteristikum der Ornithophilie. Es dürfte dies wohl mit der hervorragenden Ausbildung des Auges und der schwachen Entwicklung des Geruchssinnes bei den Vögeln zusammenhängen. Spezielle Untersuchungen und Versuche an Blütenvögeln liegen jedoch in dieser Richtung noch nicht vor.

Abgesehen von den Fällen, wo ein schwacher Honiggeruch verzeichnet wird (vgl. Winkler a. a. O.), der kaum als besonderer Blütenduft anzusprechen sein dürfte, stellt Schnarf in seiner Arbeit (a. a. O. S. 9) nach Fries einige scheinbare Ausnahmefälle zusammen. Es sind *Acacia Cavenia*, *Serjana caracasana* und *Capparis Tweediana*. Bei den Blüteneinrichtungen der ersten beiden Arten handelt es sich nach den gegebenen Beschreibungen, was übrigens auch Schnarf andeutet, ganz gewiß nicht um eutropornithophile Formen, sondern höchstens um hemitrope Einrichtungen, die

außer von einem gemischten Insektenkreise auch von Kolibris besucht werden. Bei *Capparis Tweediana* scheint mir nach meiner Kenntnis ähnlich gebauter, verwandter ostafrikanischer Arten eine Anpassung an Sphingiden vorzuliegen. Vielleicht stellt aber diese *Capparis* auch eine Doppelanpassung dar, wie ich eine solche früher (Fragmente S. 224 ff.) in *Jambosa vulgaris* beschrieben habe. Die weiße Farbe und der kräftige Geruch der sowohl nachts wie tagsüber offenen, großen Blütenpinsel dieser Pflanze müssen in gleicher Weise auf Honigvögel wie Nachtfalter anziehend wirken. Solche Doppelanpassungen sind verständlich, wenn man bedenkt, daß von allen blumenbesuchenden Insekten die großen Nachtfalter (Sphingiden, Noctuiden) in ihrem Baue am meisten den blumenliebenden Vögeln ähneln. Die Länge des Saugapparates und die Größe des Körpers, die zum Nahrungsbedürfnis in direkter Beziehung steht, sind die Faktoren, die in gleicher Weise auf die Züchtung von Blumen mit auffallend reichlicher Honigabsonderung und tiefer Bergung des Saftes hingewirkt haben müssen.

Die Blüten des Mangrowebaumes *Sonneratia caseolaris* (L.) haben dieselbe Größe und dieselbe Bestäubungseinrichtung wie die der beschriebenen *Jambosa vulgaris* (Pinselblumentypus), unterscheiden sich aber dadurch, daß sie sich erst abends mit Dunkelwerden öffnen und morgens verblüht sind. Dadurch zeigen sie ausschließlich Anpassung an Nachtfalter (Schwärmer), von denen sie denn auch reichlich besucht werden (nach Beobachtungen des Verfassers in Deutsch-Ostafrika). Wir haben also unter den Pinselblumen zwei Extreme: einmal geruchlose, lebhaft (rot) gefärbte Tagblüher als rein ornithophile Anpassungen, zum andern stark duftende, weiße Nachtblüher als reine Nachtfalterblumen zu unterscheiden. Sind weiße duftende Pinselblumen auch am Tage geöffnet, wie die von *Jambosa vulgaris*, so üben sie auch auf Blumenvögel volle Anziehungskraft aus und können als ornitho-sphingophil gelten.

Die duftenden weißen Blütenstände der *Melaleuca Leucadendron* L. von Pinsel- bis Zylinderbürstenform dürften wie die Blüten von *Jambosa vulgaris* wohl auf Nachtfalter wie Blütenvögel anziehend wirken, wenngleich Duft und Farbe eine stärkere Anpassung an erstere verrät. Die Varietät *Mel. Leuc. Cunninghamii* Bailey zeigt jedoch in ebenso entschiedenem Grade mehr ornithophile Anpassungscharaktere, da ihre Blüten karminrote, bis 11 cm lange und ca. $4^1/_2$ cm breite Zylinderbürsten bilden.

Vielleicht ist als eine solche Doppelanpassung auch die von Winkler[1]) untersuchte Blüte von *Durio zibethinus* Murr. anzusehen, die der Autor für ornithophil hält. Meines Erachtens spricht aber bei weißer Färbung und starkem Geruch die ausschließlich nächtliche Blühzeit entschieden für eine reine Schwärmerblume.

---

1) Zur Morphologie und Biologie der Blüte von *Durio zibethinus*. Ber. d. D. Bot. Ges., 1905, S. 191—196.

Doppel- oder Vielfachanpassungen sind in der Blumenwelt bekanntlich eine alltägliche Erscheinung. Sämtliche nicht eutrope Blumenformen gehören ja hierher. Ich muß daher die Ansicht von Schnarf zurückweisen, welcher aus dem Fall von *Jambosa vulgaris* eine »Übergangsform von Sphingiden- zur Vogelbestäubung« konstruiert und ihm als solchem eine besondere Bedeutung beimißt. Gerade die Pinsel- und Bürstenblumen finden sich unter den rein ornithophilen Einrichtungen so zahlreich und erreichen eine so üppige Ausbildung und Vollkommenheit, daß ihre Entwicklung aus sphingophilen Formen heraus recht unwahrscheinlich erscheinen muß. Überdies wüßte ich nicht, warum überhaupt die sphingophilen Einrichtungen phylogenetisch älter sein sollen, als die ornithophilen (vergl. unter 8).

6. Ausrüstung und Benehmen der blumenbesuchenden Vögel.

Es ist von vornherein zu erwarten, daß, wenn sich bei den von gewissen Vögeln bevorzugten Blumen Anpassungen an ihre Besucher ausgebildet haben, in gleichem Schritte damit auch bei den letzteren selbst Eigentümlichkeiten der Organisation entstanden sein müssen, welche sie mehr als andere Vögel befähigen, von Blumennahrung zu leben. In der Tat kommt den Blumenvögeln, wenigstens den drei Hauptgruppen derselben: Kolibris, Nektarinien und Meliphagiden, ein ausgebildeter Saugapparat zu, der sie in den Stand setzt, den in den Blüten dargebotenen, oft ziemlich versteckten Honig zu gewinnen.

Ich habe früher eine ausführliche, auf anatomischen und experimentellen Untersuchungen beruhende und durch zahlreiche Figuren erläuterte Darstellung des Saugorganes der Nektarinien gegeben und muß betreffs aller Einzelheiten darauf verweisen (vgl. Blütenbiologische Fragmente, S. 255 bis 258). Ich will hier nur kurz wiederholen, daß das Saugrohr nicht, wie vermutet wurde, von der Zunge, sondern von dem verlängerten Schnabel gebildet wird, dessen Ränder bei leichtem Öffnen der Schnabelspitze seitlich dicht übereinander greifen. »Der Zunge kommt bei den Nektarinien dieselbe Funktion zu, wie derjenigen beim Saugapparate der Bienen, nämlich den Honig aufzulecken, welcher dann nach dem Zurückziehen der Zunge von dem Saugrohr, hier durch die beiden Schnabelhälften, bei den Bienen durch Kieferladen und Lippentaster gebildet, aufgesogen wird.«

Nach den Untersuchungen von Gadow[1]) und Lucas[2]) kann es für mich nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß, abgesehen von ganz geringfügigen und nebensächlichen Einzelheiten (pinselartige Zerteilung der Gabel-

1) H. Gadow, On the Suctorial Apparatus of the Tenuirostres. Proceedings of the Zool. Soc. London, 1883, p. 62—69.

2) Fr. A. Lucas, On the Structure of the Tongue in Humming Birds. Proceedings of the U. St. Nat. Mus., Vol. XIV, 1891, p. 169—172.

äste der Zungenspitze z. B.), der Saugapparat der Meliphagiden und Kolibris nach ganz demselben Schema gebaut ist und in genau derselben Weise funktioniert. Auch hier ist — trotz der teilweise (Gadow) gegenteiligen Ausdeutung des Befundes von seiten der genannten Autoren — die Zunge nicht das eigentliche Saugrohr, sondern der Schnabel.

Wir sehen also, daß den blumenliebenden Vögeln ein vollendeter Saugapparat, so gut wie den fleißigsten Blumeninsekten zukommt. Wir können erwarten, daß sie ihn auch zu gebrauchen verstehen. Das Gebahren der Vögel beim Besuche der Blumen läßt denn auch unzweideutig erkennen, daß sie es vor allem auf den dargebotenen Honig abgesehen haben. Das zielbewußte Eintauchen des Schnabels an der Stelle der Blüte, welche den Honig faßt, ist gar nicht zu vergleichen mit dem unruhigen Benehmen eines Vogels, der nach kleinen Insekten sucht.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß diejenigen, die Vogelbesuch an den Blüten öfter zu beobachten Gelegenheit hatten, von vornherein gar nicht im Zweifel darüber waren, daß die Vögel in den Blüten nach Honig suchen. Dies trifft besonders auch für solche Personen zu, die ganz ohne Voreingenommenheit als Laien an die Sache herantreten. Solches hebt Marloth[1]) für das Kap hervor. Ich selbst kann es für die australischen Kolonisten bestätigen und ebenso für die Neger Ostafrikas.

Direkte Beobachtung der Honigaufnahme aus der Blüte wird wegen der versteckten Lage des Honigs in fast allen Blüten kaum je möglich sein. Ich selbst konnte es aber bei einer einer gefangenen Cinyride vorgehaltenen *Musa*-Blüte feststellen. Ergänzt werden solche Beobachtungen durch Fütterungsversuche gefangener Tiere mit Sirup usw., wie sie zahlreich vorliegen[2]). Magenuntersuchungen getöteter Honigvögel ließen nach Marloth (a. a. O.) ebenfalls die Honigaufnahme durch die Tiere erkennen. Dasselbe gilt von Kolibris, bei denen Fries (a. a. O.) im Schnabel und Schlunde eben aufgenommenen Blumennektar feststellen konnte.

Daß die blumenbesuchenden Vögel nebenher auch Insekten verzehren, ist bekannt und bei dem Eiweißbedürfnis des tierischen Körpers verständlich. Gelegentlich mag natürlich auch ein Insekt aus einer Blüte herausgeholt werden. Aber in der großen Mehrzahl der Fälle spricht das ganze Gebahren der Vögel, wie gesagt, bestimmt dafür, daß es der Nektar ist, um dessenwillen die Blüten angegangen werden. Damit werden uns aber auch erst die Anpassungserscheinungen der ornithophilen Blumen verständlich. Denn nur eine an bestimmter Stelle der Blüte gebotene

---

1) R. Marloth, Die Ornithophilie in der Flora Südafrikas. Ber. d. D. Bot. Ges., 1901, S. 176.

2) Vgl. Schnarf, a. a. O. S. 14. Gartenlaube 1879, Nr. 28 (wo von gelungener Aufzucht junger Kolibris allein mit verdünntem Honig berichtet wird). Blanckenhorn, Naturwissenschaftl. Studien am Toten Meer. Berlin 1912 (wochenlange Ernährung gefangener Nektarinien nur mit Zuckerwasser).

Nahrung, wie der Honig, kann die Besucher veranlassen, immer in gleicher Weise und gleicher Körperstellung bei der Ausbeutung derselben vorzugehen, und dadurch erst ist eine regelmäßige Berührung der Geschlechtsorgane der Blüte in derart bestimmter Weise und Folge ermöglicht, daß Kreuzung getrennter Blüten begünstigt oder gesichert ist.

Daß der ganze Erscheinungskomplex der ornithophilen Blüten auch von den Vögeln als ihnen zusagend erkannt und von anderen Blumenkonstruktionen leicht unterschieden wird, dafür liegen einige Beobachtungen vor. Robertson sah an den scharlachroten Blüten der *Lobelia cardinalis* L. häufig den Kolibri *Trochilus colubris*, einige Male auch *Bombus americanorum*, die aber durch Einbruch Honig erbeutete. An Gartenexemplaren von *Lobelia syphilitica* L., die reihenweise neben *L. cardinalis* standen, beobachtete Mehan zahlreiche blumenbesuchende Insekten, die sämtlich die roten Blüten der *L. cardinalis* unbeachtet ließen, an welcher dagegen auch von ihm Kolibribesuch konstatiert wurde. Ferner sah Robertson an den nebeneinander wachsenden Stöcken der genannten beiden *Lobelia*-Arten mitsamt dem tiefrot blühenden Bastard zwischen beiden *Trochilus colubris* die Blüten des Bastards der Reihe nach ebenso wie die von *L. cardinalis* besuchen; die Blüten von *L. syphilitica* dagegen überging der Vogel[1]). Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhange auch die namentlich von Johow (a. a. O.) festgestellte Tatsache, daß sich die amerikanischen Kolibris auch an eingeführten afrikanischen und australischen Vogelblumen zurechtfinden.

Was speziell den Sinn der Blütenvögel für die Farbenschönheit der von ihnen bevorzugten Blumen angeht, so ist bemerkenswert, daß ein Zusammenhang zwischen der Farbe der Blüten und der des Gefieders des Bestäubers zu bestehen scheint. So bemerkt Scott-Elliot (Ornithophilous flowers), daß die gewöhnlichen Bestäuber unter den Nektarinien dieselben bunten Farben zeigen, wie sie bei den besuchten Blüten häufig sind. Auch Volkens (a. a. O. S. 268) weist darauf hin, daß gewisse Färbungen der Vogelblumen auch bei Nektarinien und Kolibris ganz gewöhnlich sind. Rechinger fiel es auf, daß *Canna indica* regelmäßig von der Meliphagide *Myzomela nigriventris* besucht wurde, deren Kopf die gleiche rote Farbe zeigt, wie die *Canna*-Blüte[2]). Ich selbst sah z. B. auf Sansibar vor den herrlich roten Blütentrichtern von *Hibiscus rosa sinensis* die Nektarinie *Cinnyris gutturalis* schweben, deren Brust gleich prächtig rot erstrahlt. Überhaupt fand ich die bevorzugten Farben der ostafrikanischen Vogelblumen, Rot und Gelb, auch im Federkleide der häufigsten dortigen Nektarinien wieder.

»Wir können in diesen Tatsachen einen doppelten Beweis erblicken für

---

1) Vgl. Knuth, Handbuch. III, 2, S. 202/03.

2) Nach Schnarf, a. a. O. S. 7 angegeben.

den hervorragenden Farbensinn der Nektarinien, mit deren Hilfe nicht nur jene Blumen gezüchtet, sondern durch geschlechtliche Auslese auch das Putzkleid der männlichen Vögel erworben wurde« (WERTH, Fragmente, S. 252). Die bei Kolibris und Nektariniiden häufigen Metallfarben fehlen den Vogelblumen wie überhaupt der ganzen Blütenwelt.

Wenn LOEW wie früher so auch in seiner neuesten Arbeit[1]) wieder den amerikanischen Trochiliden eine höherstehende Rolle als Blütenbestäuber zuteilen will, als den Nektariniiden und Meliphagiden, u. a. wegen ihrer Gewohnheit, nach Sphingidenart im Schweben die Blumen zu besaugen, so kann ich dem durchaus nicht beistimmen. Es läßt sich eine solche Unterscheidung schon aus dem Grunde nicht machen, weil es zum größten Teil ganz gleiche Blumenkonstruktionen sind, die in Amerika von Kolibris, in anderen Gegenden von Nektarinien oder Meliphagiden besucht werden. Daß aber auch die Nektarinien unter Umständen schwebend vor der Blüte sich zu halten vermögen, zeigen die Beobachtungen von VOLKENS und mir an *Kigelia*, *Hibiscus rosa sinensis* und *Erythrina indica*. Andererseits finde ich auch bei ULE (Ber. d. D. Bot. Ges. 1898) eine Notiz über die Bromeliaceen *Aregelia umpullacea* Mez. und *A. compacta* Mez., nach welcher auch bei Kolibris ein Niedersetzen beim Blütenbesuch gelegentlich vorkommt. Ich hatte schon früher geschrieben (Fragmente, S. 242), »daß es mir noch keineswegs völlig erwiesen scheint, daß die Trochiliden stets nur schwebend Blumenhonig saugen. Ich möchte annehmen, daß auch diese Vögel, ebenso wie die Nektarinien, je nach der Form der Blüten oder Infloreszenzen bald in dieser, bald in jener Weise vorgehen, wenn sie im allgemeinen bei dem relativ besseren Flugvermögen, das in ihrer systematischen Stellung eine genügende Erklärung findet, auch eine größere Vorliebe für den Schwebeflug zeigen mögen, als die Nektarinien«.

Mögen aber die Kolibris selbst nur in extremen Ausnahmefällen sich beim Blütenbesuch niederlassen, so wird es eben doch durch die oben hervorgehobene Eigenart der ornithophilen Blütenapparate (Fehlen floraler Sitz- und Stützplätze) verständlich, daß die Art der Position des Vogels, ob schwebend oder angeklammert, auf das Bestäubungsgeschäft keinerlei durchschlagenden Einfluß haben kann. Wenn wir LOEW folgen wollten, der die Trochiliden als eutrope, die Nektariniiden aber als hemitrope Blumenbesucher auffaßt, so wären wir zu konstatieren gezwungen, daß die ganz gleichen, durchaus eutropen Blumenkonstruktionen (z. B. *Abutilon* und *Hibiscus*, *Erythrina velutina* und *E. indica*, *Heliconia* und *Musa*, amerikanische und neuseeländische *Fuchsia*-Arten usw.) in Amerika regelmäßig von eutropen, in der übrigen Welt aber ausschließlich von hemitropen Blumenbesuchern gekreuzt würden. SCHNARF hebt mit Recht

1) Die ornithophilen Blüten in ihren Beziehungen zu den Lebensgewohnheiten blumenbesuchender Vögel. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, 1907, S. 304 ff.

hervor (a. a. O. S. 16), »daß sich die wichtigsten Bestäuber der alten und der neuen Welt zu den Blumen in der Hauptsache ganz gleich verhalten; man kann nicht sagen, daß die einen blütenbiologisch höher stehen als die anderen«.

Außer den Vertretern der genannten drei Vogelfamilien — wobei die Zosteropidae zu den Meliphagiden gerechnet sein mögen[1]) — sind als Blütenbesucher durch ganz vereinzelte Beobachtungen noch eine Anzahl anderer Vogelarten bekannt geworden[2]). Viele von ihnen sind sicher nur ganz zufällige, z. T. für die Blüte wertlose oder schädliche Besucher. Genaueres über die Organisation und ihre Blumentätigkeit ist noch nicht bekannt. Jedenfalls treten sie gegenüber den genannten drei Hauptgruppen einschl. Zosteropidae ganz zurück.

Noch ist hier schließlich mit wenigen Worten der »Blumeneinbrüche« zu gedenken, die häufig auch den vollkommenen Blütenbesuchern unter den Vögeln nachgesagt werden. Einerseits ist es Tatsache, daß z. B. die Meliphagide *Acanthorhynchus tenuirostris* in Australien, wie ich beobachten konnte, an dort kultivierten *Abutilon*-Arten den Honig in bequemer Weise von außen, zwischen Kelch und Krone mit dem Schnabel vordringend, zu stehlen versteht, eine Beobachtung, die auch schon von anderer Seite vor mir gemacht wurde. Andererseits ist es aber ebenso sicher, daß ein sehr großer Teil der Fälle, in denen beim Vogelbesuch die Blumen aufgeschlitzt, durchlöchert oder sonstwie verletzt gefunden wurden, einfach auf das Konto der Kraft des Vogels und der Härte, Starrheit und Spitzigkeit des Schnabels bei sonst normalem Saugakt zu setzen ist. Eingehende Untersuchungen und Beobachtungen an den gebogenen Röhren von *Tecomaria capensis* und ihren Besuchern haben mich dann überzeugt, daß die meisten »Einbruchslöcher« nicht von außen hineingebohrt, sondern von innen her beim Einführen des Schnabels unabsichtlich gestoßen wurden. Da solche Verletzungen der Wirkung der Kreuzbestäubung der Pflanze keinen Abbruch tun, so dürfen sie auch nicht auf das Konto: Blumenzerstörer gebucht werden. Es ist daher auch falsch und gemahnt zu großer Vorsicht bei Beurteilung der Besucherrolle, wenn Knuth z. B. durch solche Verletzungen veranlaßt zögert, die Blüteneinrichtung von *Hermesias capitella* Jacq. oder die von *Elettaria speciosa* Blume als ornithophil anzusprechen.

7. Geographische Verbreitung der Ornithophilie.

Wenn die im vorigen als ornithophil bezeichneten Blumeneinrichtungen wirkliche eutrope Anpassungen an blütenbesuchende Vögel darstellen, dann müssen die betreffenden Pflanzen wie Tiere derart aufeinander angewiesen und voneinander abhängig sein, daß sich dies auch in der geographischen

---

1) Neuerdings werden sie wohl als besondere Familie abgetrennt.

2) Vgl. hierüber Loew, a. a. O.

Verbreitung beider ausprägt. Die bisher vorliegenden Beobachtungen reichen nun allerdings noch nicht entfernt hin, um an ihrer Hand diese Frage bis in Einzelheiten zu prüfen und eine genaue Verbreitungsgrenze ornithophiler Pflanzen und blumenliebender Vögel zu konstruieren und zu prüfen, ob sich beide miteinander decken. Aber immerhin sind bis jetzt auch keinerlei Tatsachen bekannt geworden, die das Gegenteil beweisen. Ich brauche kaum daran zu erinnern, daß es bei uns in Europa nicht nur keine Blumenvögel gibt, sondern auch ebensowenig irgendwelche (wildwachsenden) Blumen vorkommen, die nach Farbe, Konstruktion usw. sich einer der oben geschilderten Formen einreihen ließen. Andererseits hat sich bereits für einige extreme und markante Verbreitungspunkte das gleichzeitige Vorkommen von Blütenvögeln und Vogelblumen nachweisen lassen, so daß es äußerst wahrscheinlich wird, daß auch sonst die Verbreitungsgrenzen der beiden Organismengruppen zusammenfallen werden.

Zunächst muß daran erinnert werden, daß die Vorstellung, die Ornithophilie sei eine tropische Erscheinung, eine irrige ist. Sie reicht südlich der Tropen über die ganze gemäßigte Zone und weiter bis zur südlichen Baumgrenze. Nach Norden zu machen die ornithophilen Erscheinungen auf der östlichen Erdhalbkugel an dem großen nordafrikanisch-west- und innerasiatischen Wüsten- und Steppengürtel Halt. Die nördliche Verbreitungsgrenze der Nektariniiden geht[1]) von Senegambien nach Kordofan, Nubien und Abessinien, Palästina, Beludschistan, Nepal, Sikkim, Siam, Cochinchina bis zu den Philippinen. Daß wenigstens ungefähr auch die Nordgrenze der bekannteren ornithophilen Pflanzen der Tropen Afrikas und Asiens damit zusammenfällt, läßt sich ohne Einzelheiten doch heute schon sagen. Arten von *Musa*, *Loranthus*, *Hibiscus*, *Bombax*, *Erythrina*, *Kigelia*, vielleicht auch von *Rhododendron*, dürften in ihrer nördlichen Verbreitungszone sich mit der genannten der Nektariniiden decken. Das einzige Gebiet, in der letztere sich weit über den 30. Breitengrad hinaus vorschiebt, ist Palästina, wo *Cinnyris osea* nordwärts bis zum See Genezareth und vielleicht noch weiter geht (Hauptvorkommen am Toten Meer).

Es mußte ein besonderes Interesse haben, für diesen vorgeschobenen Posten eines Honigvogels auch den Nachweis ornithophiler Blumeneinrichtungen zu erbringen. Nach anfänglichen vergeblichen Bemühungen ist mir dies schließlich auch gelungen. Unter den von Dr. Brühl auf der von ihm geführten Toten-Meer-Expedition des Deutschen Palästina-Vereins gesammelten und mir gütigst zur Durchsicht überlassenen Pflanzen fand ich eine leuchtend rote, langröhrige *Loranthus*-Art, die im Kgl. Herbar in Berlin-Dahlem als *Loranthus Acaciae* Zucc. bestimmt werden konnte. Das Verbreitungsgebiet dieser Pflanze deckt sich, nach der Flora of Syria, Palestine

1) Nach Loew in Knuths Handbuch. III, 2. S. 553.

and Sinai von G. E. Post, sehr gut mit dem vorhin angegebenen der *Cinnyris osea*; auch bei der genannten Pflanze ist das Hauptgebiet der Bezirk des Toten Meeres. In dem Palästina-Werke von Prof. Blanckenhorn[1]) fand ich denn auch (S. 415) die Bestätigung meiner Vermutung, daß die genannte *Loranthus*-Art und *Cinnyris osea* aufeinander angewiesen sein würden, in einer Notiz des Zoologen der Blanckenhornschen Expedition, Aharoni, nach welcher diese palästinensische Nektarinie zu den wichtigsten Bestäubern des *Loranthus Acaciae* zählt.

Was die Nordgrenze der amerikanischen Kolibris betrifft, so geht nach dem Trochilidenwerk von Harbert[2]) die Art *Selasphorus rufus* als Zugvogel im westlichen Nordamerika bis Alaska nordwärts. *Selasphorus platycercus* reicht nördlich bis Wyoming, Idaho und Montana, *Atthis calliope* etwa ebensoweit. Das Gebiet des östlichen *Trochilus colubris* dehnt sich im Sommer nordwärts bis Kanada aus. Für die Nordgrenze der Kolibris kommen von nordamerikanischen ornithophilen Blumen wohl folgende in Betracht: *Castilleja coccinea, Aquilegia canadensis, Tecoma radicans, Impatiens fulva, Lonicera sempervirens* und *Lobelia cardinalis*. Robertson macht darauf aufmerksam, daß sich in Illinois die Blühzeit der genannten Arten mit dem Sommeraufenthalt der ihre Blüten besuchenden Kolibris (*Trochilus colubris*) ziemlich deckt[2]). *Tecoma radicans* fällt ihrer nordamerikanischen Verbreitung nach mit der von *Trochilus colubris* zusammen (vgl. Knuth, III, 2, S. 133).

Im Süden reichen, wie gesagt, die ornithophilen Anpassungserscheinungen bis zur südlichen Baumgrenze herunter. So gibt Skottsberg für das Feuerland noch vier vogelblütige Pflanzen an[3]): *Embothrium coccineum, Philesia buxifolia, Desfontainea spinosa* und *Fuchsia coccinea*. An *Desfontainea* und *Philesia* wurde auf Isla Desolación (Magelhaens-Straße) und an *Fuchsia* im Feuerlande[4]) von Dusén die Kolibri-Art *Eustephanus galeritus* beobachtet, während für *Embothrium* die gleiche Beobachtung in Chile gemacht wurde. Auch Kapitain King beobachtete im Feuerlande dieselbe Kolibri-Art an *Fuchsia*-Blüten (Knuth a. a. O. III, 1, S. 544). Neben der genannten Kolibri-Art kommt auf Feuerland auch noch *Patagona gigas* (der Riesenkolibri) vor[5]).

Auf der Osthalbkugel der Erde zieht die südliche Baumgrenze, zusammenfallend mit der Nordgrenze des Treibeises, zwischen den Inseln südlich von Neu-Seeland durch. Hier bildet auf den Aucklands-Inseln *Metro-*

---

1) Naturwissenschaftliche Studien am Toten Meer und im Jordantal. Berlin 1912.

2) Vgl. Knuth, Handbuch. III, 2. S. 498/99 u. S. 131.

3) Feuerländische Blüten. Wiss. Ergebn. d. Schwed. Südpolar-Expedition 1901—03. IV, Heft 2.

4) Knuth, Handbuch. III, 2, S. 315 (*Fuchsia magellanica* Lam.).

5) Vgl. E. Werth, Die klimatischen Grenzen der Ornithophilie in Südamerika. Aus der Natur, VII, S. 577 ff.

sideros lucida (Fig. 1) die äußersten waldartigen Bestände. Ihre Blüten werden bestäubt von der Meliphagide *Anthornis melanura*, die dort auch an der Epacridacee *Dracophyllum longifolium* beobachtet wurde. Außer *Anthornis* geht noch eine zweite Meliphagide, *Prosthemadera novae-zealandiae*, bis zu den Aucklands-Inseln [1]).

Das Zusammenvorkommen schönblütiger *Metrosideros*-Arten auf dem weit abgelegenen Tahiti mit honigsaugenden Vögeln wurde schon von WALLACE hervorgehoben [2]).

Auch betreffs der klimatischen Höhengrenzen der Ornithophilie ist schon wiederholt auf das gleichzeitige Vorkommen von Vogelblumen und ihren Bestäubern an besonders exponierten Punkten hingewiesen worden. So sah FRASER die Blüten der ornithophilen Composite *Chuquiragua insignis* (vgl. Teil A, 2 dieser Arbeit) auf dem Pichincha und Cotopaxi in Ecuador dicht unterhalb der Schneelinie von dem Kolibri *Oreotrochilus Pichincha* besucht. Dasselbe wird auch von JAMESON angegeben [3]).

W. KNOCHE beobachtete in der Gletscherregion der Kordillere von Quimza-Cruz (Bolivien) bis etwa 5400 m Meereshöhe (die 0°-Isotherme in ca. 5000 m) Kolibris. Unter den von Frau EDITH KNOCHE in derselben Region gesammelten Pflanzen fand ich eine rotblühende Malvacee — nach gütiger Bestimmung Dr. ULBRICHS *Nototriche flabellata* (Weddel) A. W. Hill —, die, wie ich an anderer Stelle [4]) näher beschrieben habe, unverkennbare ornithophile Charaktere zeigt (Röhrenblumentyp) und in der Tat, wie aus einem Vermerk der Sammlerin hervorgeht, den Kolibris in der öden Hochgebirgswelt (zweifellos noch oberhalb der Schneegrenze) als tägliche Nahrung dient.

In den tropisch-afrikanischen Hochgebirgen sah VOLKENS (a. a. O. S. 267) die Blüten der nur auf den oberen Bergwiesen des Kilimandjaro bis zu 4000 m Meereshöhe vorkommenden *Lobelia Deckenii* (Aschers.) Hmsl. (siehe Teil A, 7 dieser Arbeit) von Nektarinien (*Cinnyris mediocris* und *Nectarinia Johnstoni*) bestäubt. Im Ruwenzorigebirge beobachtete SCOTT-ELLIOT in einer Höhe von 5500 bis 6000 Fuß *Nectarinia kilimensis* an den Blüten einer *Musa*-Art [5]).

8. Phylogenetische Hinweise.

Vielfach begegnet man in der Literatur der mehr oder weniger deutlich ausgesprochenen Vorstellung, daß die Ornithophilie eine phylogenetisch sehr junge Errungenschaft darstellt und sich in ihren Formen eo ipso aus

---

1) The Subantarctic Islands of New Zealand. Wellington 1909. S. 200, 405, 419, 554.

2) KNUTH, Handbuch. III, 1. S. 532. Auf Tahiti kommt *Metrosideros polymorpha* Gaud. vor, mit dunkelkarminroten großen Blütentroddeln (Kgl. Herbar Berlin-Dahlem).

3) Nach KNUTH, Handbuch. III, 2. S. 235/36

4) Aus der Natur. VII (1911/12), S. 577/78.

5) Vgl. WERTH, Blütenbiologische Fragmente. S. 241.

entomophilen Blüteneinrichtungen entwickelt haben muß. Namentlich in der schönen Arbeit von Schnarf (Vergleichende Charakteristik der Vogelblumen) begegnen wir dieser Ansicht so oft und so bestimmt, daß man annehmen könnte, sie sei irgendwie auf sicheren Tatsachen begründet. Schnarf spricht wiederholt von »deutlichen Übergängen« zwischen Entomophilie und Ornithophilie und sagt, »daß in vielen Fällen die Ornithophilie phylogenetisch viel zu jung ist, als daß sich bereits ornithophile Charaktere herausgebildet hätten«. Sofern man eine solche Ansicht nur für bestimmte Fälle gelten läßt und sie nicht verallgemeinert, kann man gewiß nichts dagegen haben. Das Verkümmern der Unterlippe bei den ornithophilen Rachenblumen, das z. B. bei *Leonotis* sogar mit Welkeerscheinungen an der sonst tadellos frischen Blüte einhergeht, scheint nur verständlich, wenn wir annehmen, daß solche Blumen sich von phylogenetisch älteren Formen abgeleitet haben, die eben eine gut ausgebildete Unterlippe besessen haben und damit typisch entomophile Charaktere zeigten. Dasselbe gilt wohl auch betreffs der Verkümmerung der Carina bei *Erythrina indica* und anderen Arten derselben Gattung (vgl. Schnarf, a. a. O. S. 20); wenigstens scheint auch mir hier kein ursprünglicher sich etwa an *Poinciana* und *Caesalpinia* anschließender Typ der Papilionaten vorzuliegen.

Was diese letztgenannten betrifft, so habe ich schon früher (Fragmente, S. 244) es wahrscheinlich gemacht, daß das leuchtende ornithophile Rot ihrer Blüten erst etwas phylogenetisch sehr spät Erworbenes darstellen möchte. Die bei beiden in der ontogenetischen Entwicklung zunächst gelbe Blütenfarbe bleibt bei *Poinciana regia* nur als Saftmal auf dem oberen, mittleren Blütenblatte, bei *Caesalpinia pulcherrima* auch als Flecken auf den übrigen Kronblättern bestehen; eine Farbenvarietät der letzteren ist jedoch überhaupt gelb.

Etwas Ähnliches habe ich früher bei *Kigelia aethiopica* festgestellt. Daß auch hier die purpurne, also echt ornithophile Blütenfärbung erst eine sekundäre Errungenschaft der ursprünglich ebenfalls gelb blühenden Voreltern ist, wird aus folgenden beiden Tatsachen sehr wahrscheinlich: Erstens besitzen nur die zunächst und am meisten in die Augen fallenden Teile der Krone jene purpurrote Farbe, nämlich die weit ausgebreiteten Saumlappen und das Innere der Krone bis auf den unter dem Honigverschluß befindlichen Röhrenteil, dagegen ist die Außenseite der Blüte, welche den anfliegenden Besuchern durch die ausgebreiteten Kronlappen mehr oder weniger vollständig verdeckt ist, von gelber Farbe mit nur einzelnen purpurfarbigen, streifigen Partien an den Zipfeln. Zweitens fand ich einzelne Bäume, deren Blüten bis auf die innen gelblich-purpurfarbigen Zipfel vollständig gelb waren.

Solche und ähnliche Vorkommen mögen wohl als Hinweise aufzufassen sein dafür, daß in vielen Fällen Ornithophilie sich aus Entomophilie entwickelt hat, aber sicherlich ist dies durchaus nicht für die Gesamterschei-

nung der Ornithophilie anzunehmen. Wie wir ornithophile Rachenblumen mit verkümmernder Unterlippe haben, so haben wir daneben aber auch solche mit gänzlich fehlender Lippe (*Musa*-Form), von so eigenartiger Gesamtausbildung, daß wir ihre entomophilen Ausgangsformen vergeblich suchen werden. Was *Musa* und Formverwandte als Rachenblumen sind, das sind z. B. *Strelitzia* und ihre Vorgängerin *Ravenala* als Fahnenblumen. Sie lassen schwerlich phylogenetische Beziehungen zu irgendwelchen entomophilen Formen des Papilionaten-Typus erkennen.

Musa wie *Strelitzia* und *Ravenala* gehören der Familie der Musaceen an, die — nachdem nunmehr auch bei der ihr ferner zugehörigen großen amerikanischen Gattung *Heliconia* die Ornithophilie durch Ule[1]) im umfangreichen Maße nachgewiesen worden ist — als ausschließlich ornithophile Pflanzenfamilie anzusehen ist[2]). Die heutige geographische Verbreitung der Mitglieder dieser Familie läßt uns einen Einblick in die mutmaßliche Entwicklungsgeschichte der Musaceen tun. Die durch ihre primitive Blütenform sich als zweifellos älteste und dem Urtypus der Familie am nächsten stehende Gattung ist *Ravenala*; sie tritt an zwei voneinander entfernten, beschränkten Verbreitungsgebieten, in Guayana und Brasilien im nordöstlichen Südamerika und in Madagaskar, in je einer einzigen Art auf. Die unbekannte Urform der Familie muß also irgendwo zwischen diesen beiden Gebieten entstanden sein. Vor ihrem Erlöschen spaltete sie sich in zwei Gruppen, die sich nach Unterbrechung der Verbindung zwischen Amerika und Afrika-Asien selbständig weiter entwickelten zu der neuweltlichen Gattung *Heliconia* und der altweltlichen *Musa*, die beide je eine ganze Anzahl von Arten umfassen. Ehe die Gattung *Ravenala* auf ihr jetziges Areal zurückgedrängt wurde, ging aus ihr die nahestehende, aber vorgeschrittenere Gattung *Strelitzia* hervor, die in beschränkter Artenzahl das der madagassischen *Ravenala* benachbarte Südostafrika bewohnt. Es kann nach dem Gesagten kaum zweifelhaft sein, daß die typisch ornithophile — aber als solche, wie wir gesehen haben (Abschnitt B, 4), in Form wie Farbe unverkennbar primitive Merkmale zeigende — *Ravenala* schon vor dem Schwinden der Landverbindung zwischen dem tropischen Amerika und Afrika existiert hat. Diese Landbrücke aber können wir auf Grund der Verbreitung verschiedener Formen der älteren Uferfauna bis eben in die unterste Kreide hinein verfolgen. Besonders bemerkenswert ist in dieser Beziehung die Muschelgattung *Trigonia*, von der mehrere der sehr variablen Arten (z. B. *Tr. Schwartzii*) in den Grenzschichten vom Jura zur Kreide so-

---

1) Nach gütiger mündlicher Mitteilung von Herrn E. Ule †.

2) Ich sehe hier ab von den Lowioideae (*Lowia* und *Orchidantha*), welche Schumann den Musaceen zuzählt. M. E. sind sie eher als primitive Zingiberaceen (Ridley) aufzufassen. Mindestens sollten sie den eine geschlossene Verwandtschaftsgruppe darstellenden eigentlichen Musaceen (*Ravenala*, *Strelitzia*, *Musa* und *Heliconia*) als besondere Unterfamilie gegenübergestellt werden.

wohl in Amerika wie in Süd- und Ostafrika in denselben Formen angetroffen werden[1]).

Wir sehen also ornithophile Formen auftreten in einer geologischen Zeit, in welcher wir nach sonstigen paläontologischen Befunden[2]) auch eben erst die ersten entomophilen Anpassungen erwarten dürfen. Angiosperme Windblütler, Insektenblütler und Vogelblütler treten wie Blumeninsekten und Vögel nach unserem jetzigen Wissen zu (geologisch gesprochen) gleicher Zeit in der untersten Kreide oder etwas früher auf der Erde auf.

Daß bei der weiteren Entwicklung der Blütenwelt mannigfache Umformungen vorgekommen sind, daß sich nicht nur aus Windblütlern Insektenblütler gebildet haben, sondern daß oft genug auch der umgekehrte Weg eingeschlagen worden ist (ich erinnere z. B. an die Windblütigen unter den Rosaceen und Rubiaceen!), ist zweifellos. Ebenso haben sich sicher auch nicht immer insektenblütige Formen in vogelblütige umgewandelt, sondern auch aus ursprünglich rein vogelblütigen Gruppen dürften entomophile Formen hervorgegangen sein. Das vollständige Fehlen eines deutlichen und ausgebreiteten Saumes an der Mündung der Röhrenblüten auch der entomophilen *Erica*-Arten ist so auffallend und hat schon der blütenbiologischen Deutung so große Schwierigkeiten bereitet[3]), daß es mir bei dem allgemeinen Vorherrschen der roten Blütenfarbe und der großen Zahl ornithophiler Arten dieser Gattung äußerst wahrscheinlich erscheint, daß ihre entomophilen Arten sich aus ornithophilen entwickelt haben.

Ähnliches dürfte wohl auch für manche Proteaceengattungen gelten, deren entomophile Formen recht fremdartig innerhalb anderer Insektenblütler sich ausnehmen.

Was nun die vielfach erwähnten »Übergangsformen« zwischen Entomophilen und Ornithophilen im speziellen angeht, so sagte ich für einen bestimmten Fall (Teil B, 5) schon, was ich hier allgemein wiederholen möchte. Meines Erachtens handelt es sich in den angezogenen Fällen nicht sowohl um phylogenetische Übergangsformen, als vielmehr um Doppel- und Vielfachanpassungen, d. h. nicht um rein ornithophile Formen. Im allgemeinen sind die eutrop-ornithophilen Blumen, wenn wir uns einmal namentlich den ornithophilen Formenschatz klargemacht haben — und in dieser Beziehung lege ich großen Wert auf meine oben erläuterten Formentypen —, von entomophilen leicht und klar zu unterscheiden. Gegenteilige Äußerungen, wie die, daß es keine allgemein gültigen ornithophilen Merkmale gebe[4]), sind nur so zu verstehen, daß nicht ein einziges sicheres Merk-

---

1) Burckhardt, Beiträge zur Jura- und Kreideformation der Kordilleren. Paläontographica. Bd. 50, 1903/04.

2) Vgl. z. B. Kirchner, Blumen u. Insekten. Berlin 1911, S. 419 ff.

3) Vgl. z. B., was H. Müller (Alpenblumen) über *Erica carnea* ausführt.

4) Vgl. Fries, a. a. O. S. 433—436.

mal bei allen Vogelblumen auftritt. Das ist richtig, trifft aber im gleichen Maße auch bei entomophilen und anemophilen Blüten zu. Vor allem aber kann unter keinen Umständen, wie NEGER[1]) sehr richtig bemerkt, jeder zufällige Besuch, den ein Vogel einer Blüte abstattet, als Anzeichen oder Beweis wohlgeregelter Ornithophilie gelten. Wie eutrope Blumeninsekten neben den ihnen angepaßten eutropen Blumen auch häufiger hemi- und allotrope wie eutrope Blumenkonstruktionen einer anderen Besucherklasse aufsuchen[2]), so natürlich auch die Blumenvögel. Umgekehrt kann also z. B. *Erythrina crista galli* kaum als »nicht ausschließlich ornithophil« bezeichnet werden (KNUTH, III, 1. S. 418), weil gelegentlich auch Hummeln an den Blüten mit Erfolg für die Kreuzbestäubung der Pflanze tätig waren. Größe, Farbe und Gestalt der Blüten stimmen nicht mit sonstigen Hummelblumen überein, während sie zu anderen ornithophilen Konstruktionen engste Beziehungen verraten. So verhält es sich mehr oder weniger bei allen derartigen Fällen, die in der Literatur vermerkt werden.

Wo Ornithophilie von Entomophilie abzugrenzen ist, ist nur in wenigen bestimmten Fällen schwer zu sagen. Ich habe früher die Ansicht vertreten, daß die großen zygomorphen Caesalpiniaceen, wie *Amherstia nobilis*, *Poinciana regia*, *Caesalpinia pulcherrima* u. a., in gleicher Weise honigsaugenden Vögeln und Tagfaltern angepaßt seien, die die vorstehenden Geschlechtsorgane beim Honigsaugen als Anflugsstangen und Sitzplatz benutzen. Die Besucherlisten scheinen diese Ansicht zu bestätigen[3]). Und doch zeigen z. B. die zwei letztgenannten bei fast genau übereinstimmendem Gesamtbau und Konstruktion der Blüte graduelle Unterschiede, die sich auf der einen Seite (*Poinciana*) zu mehr ornithophilen, auf der anderen (*Caesalpinia*) zu mehr tagfalterblütigen Charakteren zuspitzen. Bei *Caes. pulcherrima* ist die von dem Nagel des mittleren oberen Kronblattes gebildete Honigröhre länger und enger als bei *Poinciana*; die ganze Blüte der ersteren ist kleiner, die Geschlechtsorgane ragen relativ viel länger vor, was als Anflugsstangen und Sitzplatz einer Falterblüte verständlich erscheint, gegenüber den vorteilhaft kürzeren Berührungsstangen einer Vogelblume. Auch die Buntfleckigkeit sämtlicher Kronblätter der *Caesalpinia* ist eine bei Falterblüten häufige Erscheinung, während so etwas bei Vogelblumen sonst fehlt; die Kontrastfärbungen sind dort, wie wir gesehen haben, ganz anderer Art.

Abgesehen von wenigen derartigen Fällen, wo eine Abgrenzung des ornithophilen Blumentypus gegen Blütenkonstruktionen, die an die großen

---

1) Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1913. S. 649.

2) Vgl. hierzu R. E. FRIES, a. a. O.

3) An *Poinciana regia* wurden beobachtet Honigvögel (von WINKLER und LEDIEN) und Falter (vom Verfasser), an *Caesalpinia* (*Poinciana*) *pulcherrima* Honigvögel (von KNUTH und WINKLER), Falter von SCHROTTKY und dem Verfasser) und Holzbienen (von KNUTH).

tropischen Tagfalter und Nachtschmetterlinge angepaßt erscheinen (*Amaryllis* bzw. *Erythrina*-Form und Pinselform)[1]), schwierig ist und man unter Umständen nicht weiß, ob im gegebenen Falle eine Doppelanpassung vorliegt oder nicht, sind im übrigen die eutrop-ornithophilen Blumen so wohl charakterisiert und in ihrer ganzen Erscheinung umgrenzt, wie immer nur eine eutrope insektenblütige Blumenklasse. Freilich ist es nicht ein einzelnes Merkmal, sondern ein Komplex von Einzelcharakteren, welcher die ornithophilen Anpassungen auszeichnet. Daß die vorliegenden Blätter die Erkenntnis dieses Erscheinungskomplexes fördern mögen, ist der Wunsch, der sie begleitet.

---

1) Vgl. auch die S. 365 (unter B 5) angeführten Beispiele. Siehe ferner auch Neger, Biologie der Pflanzen, S. 665.